

Ein neuer Ähnlichkeitsindex $\hat{\tau}$ zum Vergleich
von diskreten Häufigkeitsverteilungen
aufgrund von Stichproben
und seine Anwendung auf Mikrobiotope von Chilopoden

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
ERNST SCHATZMANN
von Hausen b. Brugg

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. Hans Burla, Zoologisches Museum
Prof. Dr. Andrew Barbour, Institut für Angewandte Mathematik

Zürich 1986
Zentralstelle der Studentenschaft

Ein neuer Ähnlichkeitsindex $\hat{\tau}$ zum Vergleich
von diskreten Häufigkeitsverteilungen
aufgrund von Stichproben

und seine Anwendung auf Mikrobiotope von Chilopoden

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

ERNST SCHATZMANN
von Hausen b. Brugg

Begutachtet von den Herren

Prof. Dr. Hans Burla, Zoologisches Museum
Prof. Dr. Andrew Barbour, Institut für Angewandte Mathematik

Zürich 1986

Zentralstelle der Studentenschaft

Der faunistische Teil der Arbeit stand unter der Leitung von Dr. H. JUNGES. Er und Prof. Dr. H. BURLA, dessen Lehre ich theoretische und praktische Anregungen verdanke, berieten mich bei der Planung und Durchführung der Feldarbeit und der Gestaltung des Textes. Prof. Dr. A. BARBOUR half mir beim Umgang mit Indizes und erklärte mir manchen Zusammenhang zwischen Formeln und ihren Eigenschaften. Dr. E.H. EASON danke ich für die Hilfe bei der Identifizierung von Chilopodenarten. Den Mitarbeitern vom Rechenzentrum der Universität Zürich, dessen Anlagen ich benutzen durfte, gebührt Dank für die Beratung bei Programmierproblemen. Meine Kollegen haben meine Arbeit in Diskussionen bereichert.

INHALT

Einleitung	1
Auswahl der Ähnlichkeitsindizes	3
Proportionale Ähnlichkeit PS	3
PIELOU's L-Index	4
MORISITA-Index C_δ	5
NESS-Index	6
Modifizierter NESS-Index NESS(w)	8
C_x - und τ -Index	9
Herleitung der Schätzungen \hat{C}_x und $\hat{\tau}$ vom MORISITA-Index C_δ	9
Biologische Bedeutung von τ	12
Simulationsprogramm	15
Ergebnisse	17
Bezug eines Ähnlichkeitsindex auf seinen maximalen Erwartungswert	17
Konstruktion des τ -Index	18
Abhängigkeit von Stichprobengrößen	20
Vergleich des Streubereichs biaskorrigierter Indizes	23
Abhängigkeit von der mittleren Dichte pro Biotopklasse	25
Abhängigkeit vom Sammelaufwand	27
Vergleich von Chilopodenfaunen verschiedener Mikrobiotope mittels des τ-Index	29
Untersuchungsgebiet	29
Methoden	30
Vergleich der Artenzusammensetzung verschiedener Mikrobiotope	31
Abhängigkeit der Chilopodendichte von der Geländeform	38
Diskussion	40
Grundformel und Schätzformel	40
Eigenschaften eines guten Ähnlichkeitsindex	41
Zusammenfassung	45
Anhang: BASIC-Programm zur Berechnung des τ -Index	47
Literatur	49
Curriculum vitae	52

ABBILDUNGEN

1. Bezug des PS-Index auf seinen maximalen Erwartungswert	18
2. Konstruktion der Formel für $\hat{\tau}$	19
3. Bias bei uniformer, gleicher Dichte beider Arten	21
4. Bias bei Arten mit verschiedener, aber pro Art uniformer Dichte	23
5. Streubereich biaskorrigierter Indizes	24
6. Abhängigkeit von der mittleren Dichte pro Biotopklasse	26
7. Einfluss eines abweichenden Aufwands einer Biotopklasse auf Indizes mit und ohne Korrektur	28
8. Lage der Sammelstellen	31
9. Faunistische Beziehungen zwischen Mikrobiotopen	35
10. Abhängigkeit der Chilopodendichte von der Bodenfeuchtigkeit	39

TABELLEN

1. Theoretisches Maximum von C_{δ}	6
2. Beiträge der Klassen i an den ESS-Term $\sum_j [1 - (1 - \pi_j)^m]^2$ in Abhängigkeit von m	8
3. Beispiel einer simulierten Stichprobe bei vorgegebenen Dichteverhältnissen, Gewichten und Teilstichprobengrößen N_x und N_y	16
4. Artzugehörigkeit der Chilopoden aus den besammelten Mikrobiotopen	32
5. Ähnlichkeiten $\hat{\tau}$ zwischen Mikrobiotopen	33
6. Wahrscheinlichkeiten, dass durch zufälliges Zusammenfassen von Mikrobiotopen in sich so ähnliche Gruppen entstehen, wie beobachtet wurden	37

Einleitung

In einer Habitatanalyse hatte ich die Habitate von Chilopoden durch die Abundanzen dargestellt, mit denen ich Vertreter der vorhandenen Arten in verschiedenen Biotoptypen gefunden hatte. Um die Habitate miteinander vergleichen zu können, benötigte ich einen zuverlässigen Index.

Zum Vergleich von zwei Faunen nach Arten können formell die gleichen Indizes verwendet werden wie zum Vergleich von zwei Arten nach mehreren Biotopen oder Proben (MORISITA, 1959). Auch die Nischenbreite kann als Ähnlichkeit zwischen den Häufigkeitsverteilungen der vorhandenen und benutzten Ressourcen verstanden werden (SMITH, 1982; PETRAITIS, 1979; FEINSINGER et al., 1981). Daher werden in englischen Publikationen zum Teil die gleichen Indizes als Masse für "similarity", "niche overlap", "association" oder "niche breadth" angeboten. In dieser Arbeit beziehe ich Ähnlichkeit im allgemeinen auf Nischenähnlichkeit mit Biotopen als Ressourcenelementen.

Einige Ähnlichkeitsindizes sind nur auf Präsenz-Absenz-Daten anwendbar. Solche Indizes sind für Daten, die auf Zählungen beruhen, unangemessen, weil sie den Informationsgehalt der Abundanzen nicht ausnutzen. Die übrigen können in zwei Gruppen eingeteilt werden, je nachdem, ob Proben, in denen keine Individuen gefunden wurden, den Index beeinflussen oder nicht (MORISITA, 1959). Ausser durch Zufall oder ungeschicktes Vorgehen beim Sammeln kann eine Probe dadurch individuenarm sein, dass sie von einer gestörten Stelle stammt oder aus einem Biotop, der für die untersuchte Tiergruppe generell ungeeignet ist. Da die wahre Ursache gewöhnlich unbekannt ist, werden im allgemeinen Indizes vorgezogen, die von leeren Proben unabhängig sind (ABRAMS, 1980). Somit fallen alle auf

Korrelation basierenden Indizes ausser Betracht, ebenfalls der von HURLBERT (1978) vorgeschlagene Index für Nischenähnlichkeit.

Für einige Indizes, die nach diesen Überlegungen zum Vergleich von Häufigkeitsverteilungen noch in Frage kommen, liegen vergleichende Untersuchungen mehrerer Autoren vor. Wem biologisch sinnvolles qualitatives Verhalten in einfachen Zahlenbeispielen am wichtigsten war, stiess auf den PS-Index (ABRAMS, 1980; FEINSINGER et al., 1981). Autoren, die die Unabhängigkeit von der Stichprobengrösse in den Vordergrund stellten, entschieden sich für den ursprünglichen MORISITA-Index (SMITH & ZARET, 1982; WOLDA, 1981), oder, wenn sie diese Formel nicht in ihre Untersuchung eingeschlossen hatten, fanden keine befriedigende Lösung (LINTON et al., 1981; RICKLEFS & LAU, 1980). WOLDA (1981) wies darauf hin, dass der MORISITA-Index sehr empfindlich auf Änderungen der grösseren Häufigkeiten reagiere. Der NESS-Index, den GRASSLE & SMITH (1976) wegen eben dieser Nichtlinearität, wie ich diese Eigenschaft fortan nennen werde, entwickelt hatten, und zu dem sich später auch WOLDA (1983) bekannte, kann aus verschiedenen Gründen, die ich noch darlegen werde, nicht akzeptiert werden.

Das Dilemma, zwischen grossem Bias oder Nichtlinearität wählen zu müssen, veranlasste mich, nach einer Verbesserung des NESS-Index und des MORISITA-Index zu suchen. In dieser Arbeit stelle ich die erhaltenen, neuen Indizes NESS(w) und $\hat{\tau}$ vor und teste sie zusammen mit Indizes, die von andern Autoren empfohlen wurden.

Auswahl der Ähnlichkeitsindizes

Um den Vergleich zwischen den verschiedenen Indizes zu erleichtern, habe ich die Bezeichnungen für die Variablen vereinheitlicht. Sie bedeuten:

- i, j, k = Biotopklasse
- x_i = Anzahl Individuen von Art X aus Biotopklasse i
- y_i = Anzahl Individuen von Art Y aus Biotopklasse i
- N_x = $\sum_i x_i$
- N_y = $\sum_i y_i$
- p_i = beobachtete Häufigkeiten der Art X, $\sum_i p_i = 1$
- q_i = beobachtete Häufigkeiten der Art Y, $\sum_i q_i = 1$
- π_i = wahre Häufigkeiten der Art X, $\sum_i \pi_i = 1$
- ρ_i = wahre Häufigkeiten der Art Y, $\sum_i \rho_i = 1$
- w_i = Gewichte für Biotopklassen

Als Grundformeln bezeichne ich Formeln, in denen die wahren Häufigkeiten π und ρ verwendet werden. Schätzformeln dagegen sind für die in Proben beobachteten Häufigkeiten p und q bestimmt.

Proportionale Ähnlichkeit PS

Ein wegen seiner Einfachheit mehrfach entdeckter Index (HURLBERT, 1978) ist bekannt als "percentage similarity", "proportional similarity", "PS-Index" oder "Renkonen-Index" (FEINSINGER et al., 1981; WOLDA, 1981). PS misst den Anteil, den zwei Häufigkeitsverteilung miteinander gemein haben:

$$PS = \sum_i \min(p_i, q_i) = 1 - \frac{1}{2} \sum_i |p_i - q_i|; 0 \leq PS \leq 1$$

Obwohl der PS-Index in der vergleichenden Untersuchung von SMITH & ZARET (1982) den grössten Bias zeigt, wird er von ABRAMS (1980), FEINSINGER et al. (1981) und WOLDA (1981) empfohlen, von WOLDA aller-

dings nur für Fälle, in denen man mit transformierten Zahlen arbeiten müsse und daher den MORISITA-Index nicht anwenden dürfe. Er findet aber, dass Werte von Ähnlichkeitsindizes nur vergleichbar seien, wenn sie auf ihren maximalen Erwartungswert bezogen würden. Dieser könne aus den Ähnlichkeiten wiederholter Stichproben aus der selben Grundgesamtheit ermittelt werden.

Ich habe den PS-Index wegen seiner Anschaulichkeit, und weil er in faunistischen Arbeiten häufig verwendet wird (ATKINSON, 1985; GLADFELTER & JOHNSON, 1983; SALE, 1974; SCHOENER, 1970), in meine Untersuchung einbezogen, aber auch um seinen grossen Bias zu demonstrieren. An ihm habe ich auch WOLDA's Vorschlag erprobt, Ähnlichkeitsindizes relativ zu ihrem maximalen Erwartungswert auszudrücken.

Wo der Einsatz von Gewichten nötig war, habe ich folgende Formel verwendet:

$$PS = \sum_i \min \left(\frac{x_i w_i}{\sum_j x_j w_j}, \frac{y_i w_i}{\sum_k y_k w_k} \right)$$

PIELOU's L-Index

PIELOU (1972) schlägt die mittlere Artendiversität mehrerer Biotopklassen als Index für die mittlere Nischenähnlichkeit zwischen den Arten vor. Zur Standardisierung verwendet sie die maximal mögliche mittlere Artendiversität. Auf den Fall von zwei Arten angewendet lautet ihr Index

$$L = \frac{\sum_i [\log((x_i + y_i)!) - \log(x_i!) - \log(y_i!)]}{\log[(N_x + N_y)!] - \log(N_x!) - \log(N_y!)}; 0 \leq L \leq 1$$

Von diesem Index sind mir noch keine kritischen Untersuchungen bekannt. Deshalb ist es sinnvoll, ihn in dieser Arbeit zu berücksichtigen.

MORISITA-Index C_δ

Die ursprüngliche Formel für den Index von MORISITA (1959) lautet

$$C_\delta = \frac{2 \sum_i x_i y_i}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y}; \delta_x = \frac{\sum_i x_i (x_i - 1)}{N_x (N_x - 1)}; \delta_y = \frac{\sum_i y_i (y_i - 1)}{N_y (N_y - 1)}; (\delta_x + \delta_y) > 0$$

Hier ist also nicht die von HORN vereinfachte Formel gemeint, die verschiedentlich kritisiert worden ist (HURLBERT, 1978; LINTON et al., 1981; RICKLEFS & LAU, 1980; SMITH & ZARET, 1982). MORISITA (1959) konstruierte den Index direkt aus dichteunabhängigen Termen und weist rechnerisch nach, dass sein Bias unter nicht zu extremen Bedingungen gering sein werde, weshalb er sich für einen Ähnlichkeitsindex eigne. Tatsächlich ist dessen geringe Abhängigkeit von der Stichprobengrösse bisher von keinem andern Index unterboten worden (SMITH & ZARET, 1982; WOLDA, 1981). Hingegen wird bemängelt, dass die grösseren Häufigkeiten auf Kosten der kleineren übergewichtet würden (WOLDA, 1981). Ausser dieser Nichtlinearität verliert der Index ebenfalls durch die umständliche Berechnung und die unklare biologische Herleitung an Attraktivität. Auch die Möglichkeit, dass C_δ grösser als 1 sein kann, wird vermutlich von manchen Biologen als Nachteil empfunden. Die vorliegende Arbeit zeigt jedoch, dass diese Eigenschaft eine notwendige Voraussetzung für einen biasfreien Index ist. Immerhin ist beunruhigend, dass das Maximum von C_δ , dessen Bereich MORISITA (1959) als 0 bis 1(±) bezeichnet, theoretisch unendlich ist, wie das Beispiel in Tab. 1 zeigt.

Beim MORISITA-Index können auch Gewichte w_i berücksichtigt werden (MORISITA, 1959). Er lautet dann

$$C_\delta = \frac{2 \sum_i x_i y_i w_i^2}{\sum_j x_j w_j \sum_k y_k w_k (\delta_x + \delta_y)};$$

$$\delta_x = \frac{\sum_i x_i (x_i - 1) w_i^2}{(\sum_j x_j w_j)^2 - \sum_k x_k w_k^2}; \delta_y = \frac{\sum_i y_i (y_i - 1) w_i^2}{(\sum_j y_j w_j)^2 - \sum_k y_k w_k^2}$$

Tab. 1 - Theoretisches Maximum von C_δ

$\delta_x = \delta_y = 2/[N(N-1)]$; $C_\delta = 2(N+1)/[N^2(\delta_x + \delta_y)] = (N-1)/N/2$. Da N nicht limitiert ist, kann C_δ beliebig gross werden.

	Biotopklasse i								Σ_i
	1	2	3	4	5	6	...	N	
x_i	0	1	2	1	1	1	...	1	N
y_i	0	2	1	1	1	1	...	1	N

NESS-Index

GRASSLE & SMITH (1976) stellen eine Indexfamilie vor, die man als Verallgemeinerung des MORISITA-Index verstehen könne. Ich bespreche diesen Index hier ausführlich, weil man mit ihm scheinbar Bias und Nichtlinearität gleichzeitig in den Griff bekommt, und weil ich daraus eine alternative, neue Variante NESS(w) ableite.

Bei der Verwendung als Ähnlichkeitsindex zum Vergleich der Artenzusammensetzung von Faunen wird der MORISITA-Index von häufigen Arten überproportional beeinflusst. Beim NESS-Index kann der Beitrag der seltenen Arten mittels eines Parameters erhöht werden, ohne dass der Bias dadurch bedeutend grösser wird. Ich werde diesen Parameter jeweils der Bezeichnung "NESS" in Klammern beifügen. NESS(1) ist mit dem MORISITA-Index identisch.

$$NESS = \frac{2 ESS_{xy}}{ESS_{xx} + ESS_{yy}}$$

Wären die π - und ρ -Werte bekannt, würden die ESS-Terme folgendermassen berechnet:

$$ESS_{xy} = \sum_i [1 - (1 - \pi_i)^m][1 - (1 - \rho_i)^m];$$

$$ESS_{xx} = \sum_i [1 - (1 - \pi_i)^m]^2;$$

$$ESS_{yy} = \sum_i [1 - (1 - \rho_i)^m]^2$$

Die entsprechenden Formeln für die Schätzung \widehat{NESS} aus Stichproben sind

$$\widehat{ESS}_{xy} = \sum_i [1 - \binom{N_x - x_i}{m} / \binom{N_x}{m}] [1 - \binom{N_y - y_i}{m} / \binom{N_y}{m}];$$

$$\widehat{ESS}_{xx} = \sum_i [1 - 2 \binom{N_x - x_i}{m} / \binom{N_x}{m} + \binom{N_x - x_i}{2m} / \binom{N_x}{2m}];$$

$$\widehat{ESS}_{yy} = \sum_i [1 - 2 \binom{N_y - y_i}{m} / \binom{N_y}{m} + \binom{N_y - y_i}{2m} / \binom{N_y}{2m}];$$

Ich bin der Meinung, dass der NESS-Index aus folgenden Gründen nicht verwendet werden sollte und habe ihn daher in dieser Form nicht weiter untersucht:

- Für die Wahl des Parameters m besteht bis jetzt keine Vorschrift. Sie erfolgt daher subjektiv (SMITH et al., 1979: $m = 10$; WOLDA, 1983: $m = 20$). Das erschwert den Vergleich zwischen Ergebnissen mehrerer Autoren und könnte zu Manipulationen verleiten.
- Der grösstmögliche Wert für den Parameter m hängt von der Stichprobengrösse ab. Wählt man m nämlich grösser als $N_x/2$ oder $N_y/2$, wird die Berechnung von \widehat{NESS} durch den dabei auftretenden Quotienten 0/0 verunmöglicht.
- Mit Ausnahme des MORISITA-Index sind die NESS-Indizes von der Anzahl der Wiederholungen abhängig. Vergleicht man etwa zwei Biotope, in denen eine Art im Verhältnis 1:9 und eine zweite Art im Verhältnis 9:1 vorkommt, ergibt die Formel für den PS-Index 0.200, für den MORISITA-Index C_δ 0.220 und für $\widehat{NESS}(3)$ 0.505. Nimmt man jede Probe doppelt, so dass die Ähnlichkeit zwischen den Verteilungen 1:1:9:9 und 9:9:1:1 zu berechnen ist, erhält man für PS und C_δ die gleichen Werte wie zuvor, für $\widehat{NESS}(3)$ aber 0.332.
- Schliesslich ist es im allgemeinen nicht möglich, den Parameter m so zu wählen, dass die Ressourcenklassen Gewichte bekommen, die sich zu den Klassenhäufigkeiten wie beabsichtigt linear verhalten. In Tab. 2 ist an einem Beispiel gezeigt, dass durch geeignete Wahl des NESS-Parameters m einzelne Summenanteile eines ESS-Terms an ihren π -Wert angeglichen werden können, kaum jedoch alle, was ideal wäre.

Tab. 2 - Beiträge der Klassen i an den ESS-Term $\sum_j [1-(1-\pi_j)^m]^2$ in Abhängigkeit von m.

Es gibt kein m, das zu den idealen, den π_i 's gleichen Werten führen würde.

$\frac{[1-(1-\pi_i)^m]^2}{\sum_j [1-(1-\pi_j)^m]^2}$		i				Σ_i
		1	2	3	4	
		π_i				
		0.9	0.09	0.009	0.001	1
m	1	0.9899997	0.0098999	0.0000989	0.0000012	1
	4	0.9090489	0.0897895	0.0011469	0.0000145	1
	16	0.6153782	0.3733049	0.0111615	0.0001551	1
	64	0.4561890	0.4540098	0.0880460	0.0017550	1

Modifizierter NESS-Index NESS(w)

Mit dem NESS-Parameter m können offenbar immer nur einzelne Klassen richtig gewichtet werden. Um eine lineare Beziehung zwischen Gewicht und Häufigkeit der Klassen zu erreichen, habe ich daher für jede einzelne Klasse i aus den Häufigkeiten π_i und ρ_i eine entsprechende Grösse μ_i bestimmt. Verlangt man, dass die ESS-Terme des NESS-Index sich aus Summanden zusammensetzen, deren Grösse zum Durchschnitt v der Häufigkeiten π und ρ proportional sind, lässt sich μ folgendermassen ableiten:

$$\nu_i = \frac{\pi_i + \rho_i}{2} = [1 - (1 - \nu_i)^{\mu_i}]^2; \quad \mu_i = \frac{\log(1 - \sqrt{\nu_i})}{\log(1 - \nu_i)}$$

Die Berechnung des neuen Index NESS(w) erfolgt dann für bekannte π - und ρ -Werte analog zu NESS:

$$\text{NESS}(w) = \frac{2 \text{ESS}_{xy}}{\text{ESS}_{xx} + \text{ESS}_{yy}};$$

$$\text{ESS}_{xy} = \sum_i [1 - (1 - \pi_i)^{\mu_i}] [1 - (1 - \rho_i)^{\mu_i}];$$

$$\text{ESS}_{xx} = \sum_i [1 - (1 - \pi_i)^{\mu_i}]^2;$$

$$\text{ESS}_{yy} = \sum_i [1 - (1 - \rho_i)^{\mu_i}]^2$$

Da die Fakultät von gebrochenen Zahlen unbekannt ist, muss in den Schätzformeln die Beziehung $n! = \Gamma(n+1)$ angewendet werden, wobei Γ für die Gammafunktion steht. Zu grosse Zahlen können durch Anwendung von Logarithmen vermieden werden. Zur Schätzung von μ_i wird m_i verwendet:

$$\widehat{\text{ESS}}_{xy} = \sum_i [1 - P_{xi}] [1 - P_{yi}];$$

$$\widehat{\text{ESS}}_{xx} = \sum_i [1 - 2P_{xi} + Q_{xi}];$$

$$\widehat{\text{ESS}}_{yy} = \sum_i [1 - 2P_{yi} + Q_{yi}];$$

$$P_{xi} = \exp[\log \Gamma(N_x - x_i + 1) + \log \Gamma(N_x - m_i + 1) - \log \Gamma(N_x - x_i - m_i + 1) - \log \Gamma(N_x + 1)];$$

$$P_{yi} = \exp[\log \Gamma(N_y - y_i + 1) + \log \Gamma(N_y - m_i + 1) - \log \Gamma(N_y - y_i - m_i + 1) - \log \Gamma(N_y + 1)];$$

$$Q_{xi} = \exp[\log \Gamma(N_x - x_i + 1) + \log \Gamma(N_x - 2m_i + 1) - \log \Gamma(N_x - x_i - 2m_i + 1) - \log \Gamma(N_x + 1)];$$

$$Q_{yi} = \exp[\log \Gamma(N_y - y_i + 1) + \log \Gamma(N_y - 2m_i + 1) - \log \Gamma(N_y - y_i - 2m_i + 1) - \log \Gamma(N_y + 1)];$$

$$m_i = \frac{\log(1 - \sqrt{n_i})}{\log(1 - n_i)}; \quad n_i = \frac{\rho_i + q_i}{2}$$

C_x - und τ -Index

Herleitung der Schätzungen \hat{C}_x und $\hat{\tau}$ vom MORISITA-Index C_δ . Ein Vorteil des MORISITA-Index ist der geringe Bias, ein Nachteil die nichtlineare Gewichtung der Klassen. Ich habe daher versucht, die Gewichtung dieses Index zu korrigieren, ohne die Eigenschaft, die den Bias gering hält, zu verlieren. Diese resultiert offenbar aus dem ähnlichen Aufbau von Zähler und Nenner, deren Ungenauigkeiten sich sozusagen wegekürzen:

$$C_\delta = \frac{2 \frac{\sum_i x_i y_i}{N_x N_y}}{\frac{\sum_j x_j (x_j - 1)}{N_x (N_x - 1)} + \frac{\sum_k y_k (y_k - 1)}{N_y (N_y - 1)}} \approx \frac{2 \sum_i \pi_i \rho_i}{\sum_j \pi_j^2 + \sum_k \rho_k^2}$$

In der letzten Schreibweise wird die Ursache für die Nichtlinearität deutlich: Die Proportionen zwischen den einzelnen Summanden verhalten sich zu den π - und ρ -Werten nicht linear, sondern quadratisch. Indem Zähler und Nenner durch die mittleren Häufigkeiten geteilt werden, sollte Linearität in diesem Sinn erreicht werden:

$$C_x = \frac{2 \sum_i \frac{\pi_i q_i}{\pi_i + q_i}}{\sum_j \frac{\pi_j^2}{\pi_j + q_j} + \sum_k \frac{q_k^2}{\pi_k + q_k}} = \frac{2 \sum_i \frac{\pi_i q_i}{\pi_i + q_i}}{\sum_j \frac{\pi_j^2}{\pi_j + q_j} + \sum_k \frac{q_k^2}{\pi_k + q_k}}$$

Der Zähler von C_x entspricht dem von VAN BELLE & AHMAD (1974) erstmals vorgeschlagenen Ähnlichkeitsindex τ . Er enthält die gleiche Information wie C_x selbst, da sich die beiden Ausdrücke im Nenner von C_x als Funktionen des Zählers τ ausdrücken lassen:

$$\tau = 2 \sum_i \frac{\pi_i q_i}{\pi_i + q_i}; \quad \sum_i \frac{\pi_i^2}{\pi_i + q_i} = \sum_i \frac{\pi_i(\pi_i + q_i) - \pi_i q_i}{\pi_i + q_i} = \sum_i (\pi_i - \frac{\pi_i q_i}{\pi_i + q_i}) = 1 - \frac{\tau}{2}$$

Für den zweiten Ausdruck im Nenner von C_x gilt aus Gründen der Symmetrie die selbe Beziehung. Daher ist

$$C_x = \frac{\tau}{2 - \tau}$$

Zur Schätzung von τ sind also dem Zähler und Nenner von C_x entsprechend zwei Ansätze möglich, die beide beibehalten werden sollten, um den Bias gering zu halten. Zusätzlich gibt es für jeden Ansatz verschiedene Näherungsformeln:

$$(1) \quad \tau = 2 \sum_i \frac{\pi_i q_i}{\pi_i + q_i} \approx 2 \sum_i \frac{p_i q_i}{p_i + q_i} = \hat{\tau}_1$$

$$\approx 2 \sum_i \frac{p_i q_i}{p_i + q_i - \frac{N_x + N_y}{2 N_x N_y}} = \hat{\tau}_1$$

$$(2) \quad \tau = 2 - \sum_i \left(\frac{\pi_i^2}{\pi_i + q_i} + \frac{q_i^2}{\pi_i + q_i} \right)$$

$$\approx 2 - \sum_i \left(\frac{p_i \frac{x_i - 1}{N_x - 1}}{p_i + q_i} + \frac{q_i \frac{y_i - 1}{N_y - 1}}{p_i + q_i} \right) = \hat{\tau}_2$$

$$\approx 2 - \sum_i \left[\left(\frac{1}{p_i} + \frac{q_i(N_x - 1)}{p_i(x_i - 1)} \right)^{-1} + \left(\frac{1}{q_i} + \frac{p_i(N_y - 1)}{q_i(y_i - 1)} \right)^{-1} \right] = \hat{\tau}_2$$

Um die Berücksichtigung allfälliger Gewichte w_i zu ermöglichen, verwendete ich die Formeln

$$\hat{\tau}_1 = 2 \sum_i \frac{\frac{x_i w_i}{\sum_j x_j w_j} \frac{y_i w_i}{\sum_k y_k w_k}}{\frac{x_i w_i}{\sum_j x_j w_j} + \frac{y_i w_i}{\sum_k y_k w_k} - w_i \frac{\sum_j x_j w_j + \sum_k y_k w_k}{2 \sum_j x_j w_j \sum_k y_k w_k}};$$

$$\hat{\tau}_2 = 2 - \sum_i \left[\left\{ \frac{\sum_j x_j w_j}{x_i w_i} + \frac{y_i (\sum_j x_j w_j)^2 - \sum_k x_k w_k^2}{(\sum_j y_j w_j) x_i (x_i - 1) w_i} \right\}^{-1} \right. \\ \left. + \left\{ \frac{\sum_j y_j w_j}{y_i w_i} + \frac{x_i (\sum_j y_j w_j)^2 - \sum_k y_k w_k^2}{(\sum_j x_j w_j) y_i (y_i - 1) w_i} \right\}^{-1} \right]$$

Durch Auflösen der Formel für C_x nach τ gelangt man zur Schätzformel $\hat{\tau}$:

$$\tau = \frac{2 C_x}{1 + C_x} \approx \frac{2 \frac{\hat{\tau}_1}{2 - \hat{\tau}_2}}{1 + \frac{\hat{\tau}_1}{2 - \hat{\tau}_2}} = \frac{2 \hat{\tau}_1}{2 - \hat{\tau}_2 + \hat{\tau}_1} = \hat{\tau}; \quad 0 \leq \hat{\tau} \leq 2$$

τ misst die Summe der harmonischen Mittelwerte der Häufigkeiten π und ρ . Die Wirkungsweise von τ ist also derjenigen von PS, der Summe der Minima der relativen Häufigkeiten, ähnlich, denn das harmonische Mittel zweier Zahlen liegt relativ nahe bei ihrem Minimum. Im Gegensatz zur Grundformel mit τ als Funktion der π - und ρ -Werte ist die Schätzformel mit $\hat{\tau}$ als Funktion der p - und q -Werte meines Wissens neu. Die theoretische obere Grenze für $\hat{\tau}$ sinkt wie bei C_g (WOLDA, 1981) mit wachsender Stichprobengröße bei gleichbleibender Klassenzahl rasch gegen 1.

Das Programm im Anhang zeigt, wie τ und $\hat{\tau}$ berechnet werden können, ohne dass kritische Operationen auftreten.

Anstelle von τ mit der Schätzung $\hat{\tau}$ könnte auch C_x mit $\hat{C}_x = \hat{\tau}_1 / (2 - \hat{\tau}_2)$ als Ähnlichkeitsindex verwendet werden, ausserdem $\hat{\tau}_1$ anstelle von $\hat{\tau}_1$ oder $\hat{\tau}_2$ anstelle von $\hat{\tau}_2$. Ich habe alle diese Möglichkeiten untersucht.

Biologische Bedeutung von τ . Aus der Herleitung des τ -Index von C_δ sollte verständlich geworden sein, warum die Schätzformel $\hat{\tau}$ so aufwendig berechnet werden muss. Es ist jedoch noch nicht untersucht, ob τ biologisch sinnvoll ist. Dies soll hier am Beispiel der Nischenähnlichkeit nachgeholt werden.

Angenommen, die wahren Abundanzen zweier Tierarten in einem bestimmten Gebiet mit drei Biotopklassen seien bekannt:

Beispiel

	Biotop A B C			Σ_i
Art X	35	10	5	50
Y	2	8	10	20

allgemein

	Biotop i				Σ_i
Art X	x_1	\dots	x_i	\dots	N_{X_i}
Y	y_1	\dots	y_i	\dots	N_{Y_i}

Wie gross ist die Nischenähnlichkeit der beiden Populationen bezüglich ihrer Biotope? Unter Nischenähnlichkeit versteht man das Ausmass, in welchem zwei Populationen pro Individuum die gleichen Ressourcen benutzen. Die durchschnittliche Benutzung der Biotope pro Individuum ergibt sich aus den Häufigkeiten π und p . Zum leichteren Verständnis der folgenden Erklärungen kann man statt dessen beide Populationen auf zahlreiche, beispielsweise je $Z = 100$ Individuen normieren, indem man die Häufigkeiten π und p als Prozentwerte einsetzt. Bei dieser Normierung handelt es sich um eine besondere Art der Darstellung von relativen Häufigkeiten. Sie bedeutet nicht, dass beide Arten im untersuchten Gebiet die gleichen Abundanzen haben müssen.

	A	B	C	Σ_i
Art X	70	20	10	100
Y	10	40	50	100

	i				Σ_i
Art X	$\pi_1 Z$	\dots	$\pi_i Z$	\dots	Z
Y	$p_1 Z$	\dots	$p_i Z$	\dots	Z

$$\pi_i = x_i / N_X ; p_i = y_i / N_Y$$

Zuerst soll die Nischenähnlichkeit nur im Biotop A bestimmt werden. Sie entspricht dem Ausmass, in welchem Biotop A von beiden Arten gemeinsam genutzt wird. Das kann als die Wahrscheinlichkeit verstanden werden, dass von zwei im Biotop A aus den normierten Populationen zufällig entnommenen Individuen eines zur Art X und das andere zur Art Y gehört. Dies entspricht der Wahrscheinlichkeit, dass das erste ausgewählte Individuum zur Art X gehört und das zweite zur Art Y oder das erste zur Art Y und das zweite zur Art X:

$$W = \frac{70}{80} \cdot \frac{10}{80} + \frac{10}{80} \cdot \frac{70}{80} = \frac{7}{32} = 0.22 ;$$

$$W = \frac{2 \pi_1 Z}{\pi_1 Z + p_1 Z} \cdot \frac{p_1 Z}{\pi_1 Z + p_1 Z} = \frac{2 \pi_1 p_1}{\pi_1 + p_1}$$

Diese Wahrscheinlichkeit würde ihr Maximum von 1/2 erreichen, wenn beide Populationen den Biotop in gleichem Masse benutzten. Durch Verdopplung erhält man daher Ähnlichkeitswerte, die im Bereich von 0 bis 1 liegen können:

	A	B	C	Σ_i
X+Y	80	60	60	200
2 W	0.44	0.89	0.56	

	i	Σ_i
X+Y	$\pi_i Z + p_i Z$	$2 Z$
2 W	$\frac{4 \pi_i p_i}{(\pi_i + p_i)^2}$	

Für 80 Individuen der normierten Populationen beträgt die Habitatähnlichkeit 0.44, für je 60 weitere 0.89 und 0.56. Auf 1 Individuum bezogen ergibt dies die gesuchte, durchschnittliche Habitatähnlichkeit pro Individuum:

$$(80 \cdot 0.44 + 60 \cdot 0.89 + 60 \cdot 0.56) \cdot \frac{1}{200} = 0.61 ;$$

$$\left[\sum_i (\pi_i Z + q_i Z) \cdot 4 \cdot \frac{\pi_i q_i}{(\pi_i + q_i)^2} \right] \cdot \frac{1}{\sum_j \pi_j Z + \sum_k q_k Z} = 2 \sum_i \frac{\pi_i q_i}{\pi_i + q_i} = \tau$$

Beim Zusammenschluss der einzelnen Ähnlichkeitswerte zur gesamten Habitatähnlichkeit wirken die durchschnittlichen Häufigkeiten der normierten Populationen, 80/200, 60/200, 60/200, als Gewichte. Diese entsprechen der Wahrscheinlichkeit, dass ein aus den normierten Populationen zufällig entnommenes Individuum aus Biotop A, B oder C stammt. Daher lässt sich die Habitatähnlichkeit gemäss der gefundenen Formel für τ zusammenfassend folgendermassen definieren: τ ist die zweifache Wahrscheinlichkeit, dass ein aus den normierten Populationen zufällig ausgewähltes Paar von Individuen, die den gleichen Biotop benutzen, beide Arten enthält. Damit die Auswahl des Paares zufällig ist, soll sie nach der Normierung der Populationen aus allen möglichen Kombinationen von je zwei Individuen, die den gleichen Biotop benutzen, erfolgen.

Simulationsprogramm

Um die verschiedenen Ähnlichkeitsindizes testen zu können, entwickelte ich ein Simulationsprogramm, mit dessen Hilfe Stichproben aus mehreren Biotopklassen mit vorgegebenen Dichteverhältnissen zweier Arten entnommen werden konnten. Ausser den Dichteverhältnissen liessen sich die Anzahl der Biotopklassen, die Stichprobengrössen N_x und N_y , die Anzahl der Stichproben sowie Gewichte für die einzelnen Biotopklassen frei wählen.

Aus diesen Angaben berechnete ich die Erwartungswerte für die Individuenzahlen in den Stichproben. Relativ zu ihrer Summe ausgedrückt dienten diese Erwartungswerte als Parameter für je eine Multinomialverteilung pro Art, aus denen die Stichproben als Zufallsverteilungen gewonnen wurden. Tab. 3 zeigt anhand eines Beispiels zusammenfassend den Weg von den vorhandenen Informationen über die Erwartungswerte zu den Stichproben.

Mit solchen Simulationen habe ich das Verhalten der Ähnlichkeitsindizes unter verschiedenen Bedingungen untersucht und einige mir typisch erscheinende Ergebnisse in den Abbildungen als durchschnittlich erhaltene Werte dargestellt. Die Durchschnitte wurden der Übersichtlichkeit halber mittels automatischer Interpolationsverfahren über Linien miteinander verbunden, wobei die Wahl der Interpolationsmethode hauptsächlich auf ästhetischen Überlegungen basierte. In manchen Fällen ist durch eine senkrechte Strecke der 90%-Streuungsbereich der Indizes eingetragen, den man nach Entfernung der 5% kleinsten und 5% grössten Werte erhält. Links neben diesen Strecken repräsentiert eine Kurve die Dichte der simulierten Werte. Sie verbindet interpolierend die Häufigkeitswerte von sieben Klassen mit den Mitten beim 5. bis 95. Perzentil. Die Dichtemaxima der verschiedenen

Tab. 3 - Beispiel einer simulierten Stichprobe bei vorgegebenen Dichteverhältnissen, Gewichten und Teilstichprobengrößen N_x und N_y

		Biotopklasse i				Σ_i
		1	2	3	4	
Dichteverhältnisse	π_i	0.1	0.2	0.3	0.4	1
	p_i	0.7	0.1	0.1	0.1	1
Gewichte	w_i	1	10	5	1	17
relative	$w_i \pi_i / \Sigma_j w_j \pi_j$	0.025	0.500	0.375	0.100	1
Erwartungswerte	$w_i p_i / \Sigma_j w_j p_j$	0.304	0.435	0.217	0.044	1
Beispiel einer simulierten Stichprobe	x_i	2	61	32	5	N_x 100
	y_i	55	83	49	13	N_y 200

Stichprobengrößen wurden einander angeglichen, um ein Überschneiden der Dichtekurven zu verhindern.

In einzelnen Abbildungen lassen sich geringfügige Unterschiede zwischen den dargestellten und den exakten Werten nachweisen. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass die Berechnungen meistens nach den gleichen, allgemeinen Formeln erfolgten, so dass sich Rundungsfehler von Parametern, die für alle Biotopklassen gleich waren, addieren konnten.

Ergebnisse

Bezug eines Ähnlichkeitsindex auf seinen maximalen Erwartungswert

WOLDA (1981) erwartete, dass der Bias eines Ähnlichkeitsindex dadurch vermindert werden könne, dass dieser relativ zu seinem maximalen Erwartungswert ausgedrückt werde. Dieser könne anhand simulierter Stichproben der gewünschten Grösse aus einer Grundgesamtheit mit der Diversität der echten Stichprobe gefunden werden. Diversität bezieht sich in meinen Darstellungen auf die Dichteverhältnisse. Ist die Diversität nicht für beide Arten gleich, oder sind deren Dichteverhältnisse gegenläufig, bleibt unbestimmt, was unter der "Dichteverteilung der gemeinsamen Grundgesamtheit" zu verstehen ist. Für WOLDA stellte sich dieses Problem nicht, weil er nur Fälle untersuchte, in denen die wahre Ähnlichkeit 1 war. Daher ist es klarer, für die gemeinsame Grundgesamtheit die durchschnittlichen Dichten beider Arten zu wählen. Um die Methode zu prüfen, bestimmte ich zuerst mittels simulierter Stichproben aus einer solchen Verteilung die Erwartungswerte von PS für verschiedene Stichprobengrößen. Danach berechnete ich mittels Stichproben aus zwei verschiedenen Grundgesamtheiten PS-Werte, in absoluter Form und relativ zu ihrem Erwartungswert ausgedrückt. Die durchschnittlich erhaltenen Werte sind in Abb. 1 dargestellt.

Die Kurve durch die relativen PS-Werte wirkt bei kleinen Stichproben chaotisch und nähert sich mit grösser werdenden dem wahren Wert, jedoch langsamer als die Kurve der absoluten PS-Werte. Die Erwartung, dass PS-Werte schon bei kleinen Stichproben, erst recht aber bei grossen zuverlässiger seien, wenn sie relativ zu ihrem maximalen Erwartungswert ausgedrückt würden, lässt sich also zumindest für den PS-Index nicht bestätigen.

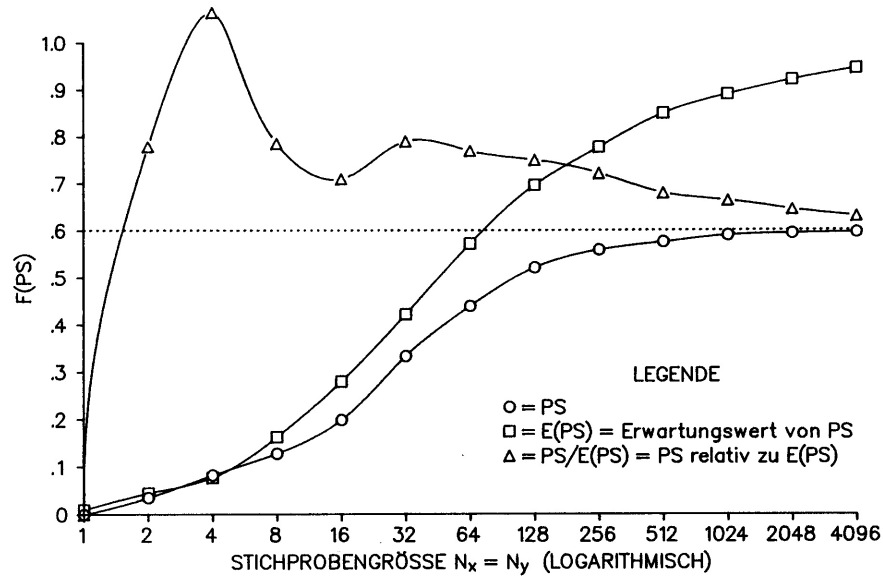


Abb. 1 - Bezug des PS-Index auf seinen maximalen Erwartungswert. Die relativen PS-Werte sind unzuverlässiger als die absoluten. - Biotopklassen: 40. Dichteverhältnisse: für E(PS) uniform, für PS und PS/E(PS) 10mal 1:2:3:4 (Art X) beziehungsweise 4:3:2:1 (Art Y). Anzahl Simulationen pro Stichprobengröße: 100 für E(PS) und 100 weitere für PS und PS/E(PS). Punktierter Gerade = wahres PS.

Konstruktion des τ -Index

Der τ -Index ist eine Kombination zweier verschiedener Schätzungen für τ , die im Detail wiederum variiert werden können. In Abb. 2 sind die Simulationsergebnisse für je zwei solcher Varianten und für zwei Kombinationsweisen der besseren Varianten dargestellt.

$\hat{\tau}_1$ und $\hat{\tau}_2$ erweisen sich als bedeutend bessere Schätzungen als $\hat{\tau}_1'$ und $\hat{\tau}_2'$. Um den wahren Wert von τ auf zwei Stellen genau zu erreichen, darf die Stichprobe für sie etwa 50mal kleiner sein als für $\hat{\tau}_1'$ und $\hat{\tau}_2'$. Ausserdem steht der Bias von $\hat{\tau}_1$ in einem idealen Verhältnis zu demjenigen von $\hat{\tau}_2$, so dass beide Schätzungen aufeinander ausgleichend eingesetzt werden können.

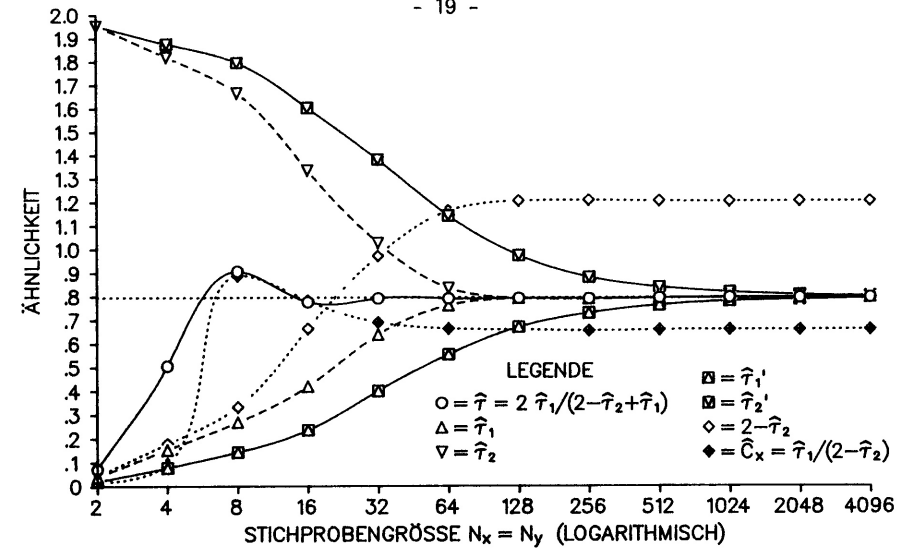


Abb. 2 - Konstruktion der Formel für $\hat{\tau}$. $\hat{\tau}_1$ und $\hat{\tau}_2$ sind bessere Schätzungen als $\hat{\tau}_1'$ und $\hat{\tau}_2'$. Sie sind bezüglich des Bias gut aufeinander abgestimmt. Der Bias von $\hat{\tau}$ ist kleiner als von \hat{C}_x . - Biotopklassen: 40. Dichteverhältnisse: 10mal 1:2:3:4 (Art X) beziehungsweise 4:3:2:1 (Art Y). Anzahl Simulationen pro Stichprobengröße: 100. Punktierter Gerade = wahres τ . Wahres $C_x = 0.661$. Unberechenbare Werte für \hat{C}_x : 3%, 22% beziehungsweise 19% bei Stichprobengrößen 2, 4 und 8.

nen. Es ist unklar, ob diese Eigenschaft, die auch $\hat{\tau}_1'$ und $\hat{\tau}_2'$ verbindet, auf Gesetzmässigkeit oder Zufall beruht.

Zur Vereinigung von $\hat{\tau}_1$ und $\hat{\tau}_2$ zu einem einzigen Index bieten sich zwei Ansätze an. Unter der Annahme, dass die Abstände von $\hat{\tau}_1$ und $\hat{\tau}_2$ zu den Grenzwerten 0 und 2 in einem konstanten Verhältnis zueinander stünden, erhält man den analog zum MORISITA-Index aufgebauten Index $\hat{C}_x = \hat{\tau}_1 / (2 - \hat{\tau}_2)$. Die andere Annahme, dass $\hat{\tau}_1$ und $\hat{\tau}_2$ den Abstand zwischen τ und den Grenzwerten 0 und 2 im gleichen Verhältnis teilen, also $\hat{\tau}_1 / (\tau - \hat{\tau}_1) = (2 - \hat{\tau}_2) / (\tau - \hat{\tau}_2)$, führt zur Formel $\tau = 2\hat{\tau}_1 / (2 - \hat{\tau}_2 + \hat{\tau}_1)$. Beide Indizes weisen im

Bereich der Stichprobengrösse 8 einen positiven Bias auf, der in der Abbildung als Buckel erscheint. An dessen Kuppe beträgt der Fehler des Ähnlichkeitswertes bei $\hat{\tau}$ 0.110, bei \hat{C}_x , dessen wahrer Wert tiefer liegt, 0.227. Der kleinere Buckel des τ -Index dürfte darauf zurückzuführen sein, dass seine Schätzwerte stets im Bereich von 0 bis 2 liegen, während \hat{C}_x nach oben unbegrenzt ist. Der grösste aufgetauchte Wert von \hat{C}_x war 5.63 bei der Stichprobengrösse 8.

Der τ -Index weist gegenüber \hat{C}_x noch einen entscheidenden Vorteil auf. Er kann immer berechnet werden, solange von beiden Arten mindestens ein Tier vorhanden ist. Demgegenüber war \hat{C}_x in 3, 22 beziehungsweise 19 Fällen von je 100 Stichproben der Grössen 2, 4 und 8 unbestimmbar, weil durch 0 hätte dividiert werden müssen. Die Mittelwerte für \hat{C}_x basieren an diesen Stellen nur auf den berechenbaren Werten und sind demzufolge ungenau.

Abhängigkeit von Stichprobengrössen

Ähnlichkeiten, die man in faunistischen Untersuchungen zu ergründen sucht, sind Eigenschaften der Natur, von denen man annimmt, dass sie unabhängig von der Untersuchung und von den Probengrössen existieren. Für solche Ähnlichkeiten sollte man deshalb Indizes verwenden, die von der Stichprobengrösse möglichst wenig beeinflusst werden. Die folgenden zwei Abbildungen zeigen, wie gut diese Forderung von verschiedenen Indizes erfüllt wird.

Aus Abb. 3 wird deutlich, dass sich biaskorrigierte Indizes wie $\hat{\tau}$ und C_δ erwartungstreu verhalten als unkorrigierte wie PS und L. PS schätzt die wahre Ähnlichkeit durchschnittlich selbst bei 500facher Stichprobengrösse nicht so genau wie $\hat{\tau}$ mit je 8 Tieren pro Art, die auf 40 Proben verteilt sind. Dabei ist zu bemerken, dass die Ähnlichkeit bei so kleinen Stichproben bereits zufällig von 0 bis 2 streut. Indizes wie PS oder L eignen sich

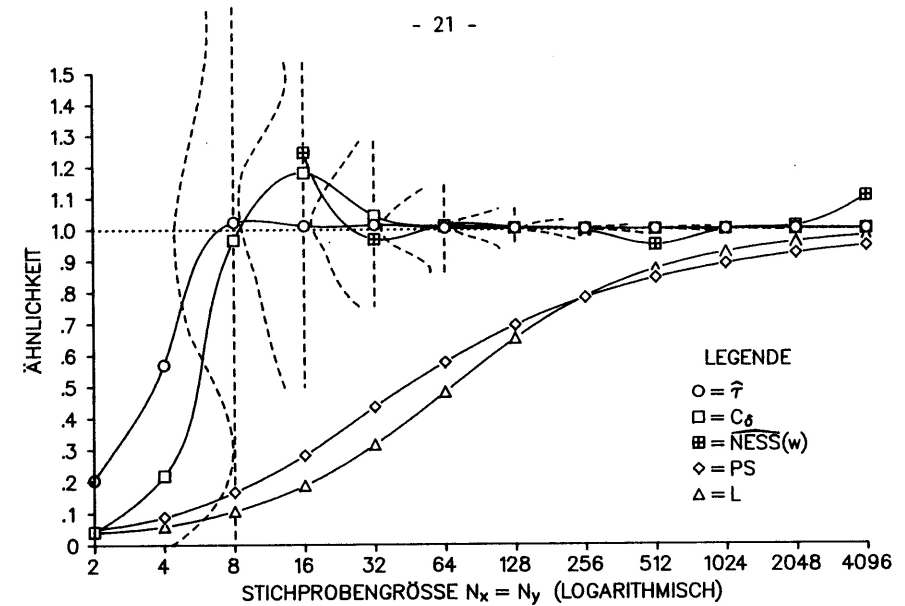


Abb. 3 - Bias bei uniformer, gleicher Dichte beider Arten. $\hat{\tau}$, C_δ und $\widehat{NESS}(w)$ haben geringen, PS und L grossen Bias. $\hat{\tau}$ erzielt insgesamt die genauesten Schätzungen. - Biotopklassen: 40. Dichteverhältnisse: uniform. Anzahl Simulationen pro Stichprobengrösse: 1000. Punktierter Gerade = wahre Ähnlichkeit für alle Indizes. Gestrichelte Linien = Verteilungen der simulierten $\hat{\tau}$ -Werte vom 5. bis zum 95. Perzentil. Bei den Stichprobengrössen 2 und 4 sind sie weggelassen, bei 8 oben abgeschnitten. Unberechenbare Werte: 95.2%, 73.2% beziehungsweise 22.5% für C_δ und je 100% für $\widehat{NESS}(w)$ bei den Stichprobengrössen 2, 4 und 8.

daher nur zum Vergleich von Häufigkeitsverteilungen mit genau bekannten Proportionen, nicht aber für solche, die aus Proben geschätzt werden müssen.

Weiter fällt auf, dass der τ -Index ab der kleinsten Stichprobengrösse, bei der er etwa den wahren Wert schätzt, nahezu erwartungstreu bleibt, während C_δ danach zunächst bedeutend über dem wahren Wert liegt. Diese

Überschätzung ist schon WOLDA (1981) aufgefallen. Ihm scheint jedoch entgangen zu sein, dass der Erwartungswert von C_δ wie bei den meisten Indizes auch unter 1 liegen kann.

$\widehat{NESS}(w)$ kann bei kleinen Stichproben wegen negativer Argumente des Logarithmus nicht berechnet werden. Von den biaskorrigierten Indizes braucht es die umfangreichsten Stichproben, um den wahren Wert zu erreichen. Die Abweichungen bei den grössten Stichproben lassen vermuten, dass $\widehat{NESS}(w)$ empfindlich auf Rundungsfehler reagiert.

Der sonderbare Verlauf der gestrichelten Dichtekurve bei der Stichprobengrösse 8 ist darauf zurückzuführen, dass bei so wenig Tieren, verteilt auf 40 Biotopklassen, nur wenige Kombinationsmöglichkeiten zwischen den beiden Arten wahrscheinlich sind. Wenn sich von jeder Art nur noch 1 Tier in der Stichprobe befindet, kann $\hat{\tau}$ nur noch die Werte 0 oder 2 annehmen. Dass die Dichtekurve trotzdem kontinuierlich verläuft, ist durch die Interpolationsmethode bedingt.

Aus Abb. 4 ist die Wirkung unausgeglichener Artenzusammensetzungen auf Ähnlichkeitsindizes ersichtlich. Es fällt auf, dass der PS-Index auch bei den grössten Stichproben weit vom wahren Wert entfernt bleibt. Offenbar ist die seltenere Art für den Bias bestimmend, so dass der Fehler durch Erhöhung der Individuenzahl der andern Art nicht kompensiert werden kann.

Vergleicht man Abb. 3 mit Abb. 4, stellt man bei $N_x = 16$ eine Verminderung des Fehlers von PS fest, was man wegen der Erhöhung von N_y von 16 auf 64 auch erwartet. Trotzdem wird der Bias von $\hat{\tau}$ grösser. Der gleiche Effekt, dass die Schätzungen von PS besser und von $\hat{\tau}$ schlechter werden, ist in Abb. 4 auch zu erkennen, wo N_x über N_y hinaus vergrössert wird. Der Fehler entsteht vermutlich dadurch, dass den beiden Biasanteilen in $\hat{\tau}_2$, die von X und Y herrühren, der gleiche pauschale Bias von $\hat{\tau}_1$ gegenübersteht statt je ein entsprechender X- oder Y-Anteil davon.

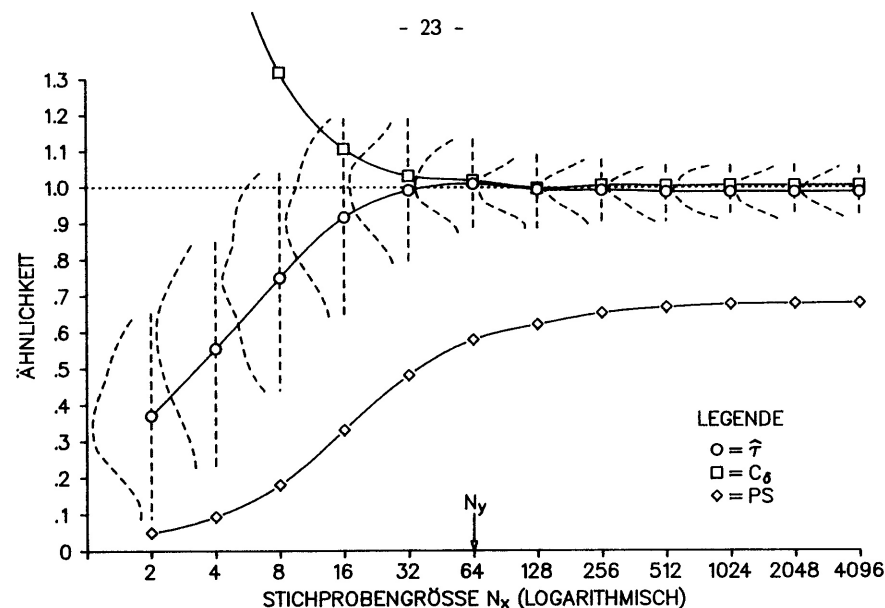


Abb. 4 - Bias bei Arten mit verschiedener, aber pro Art uniformer Dichte. PS bleibt wegen des kleinen N_y auch bei grossen N_x weit vom wahren Wert entfernt. Die Erwartungswerte von $\hat{\tau}$ und \hat{C}_δ liegen bei entsprechenden N_x ungenauer als in Abb. 3, auch wenn die Stichprobe insgesamt grösser ist. - Stichprobengrössen: N_x variiert, $N_y = 64$. Biotopklassen: 40. Dichteverhältnisse: uniform. Anzahl Simulationen pro Stichprobengrösse von N_x : 1000. Punktierter Gerade = wahre Ähnlichkeit für alle Indizes. Gestrichelte Linien = Verteilungen der simulierten $\hat{\tau}$ -Werte vom 5. bis zum 95. Perzentil. C_δ bei $N_x = 2$: 2.04.

Vergleich des Streubereichs biaskorrigierter Indizes

Bisher wurde angenommen, dass es möglich sei, die falsche Gewichtung des MORISITA-Index C_δ zu korrigieren, ohne den Bias dadurch zu vergrössern. Es wäre aber denkbar, dass C_δ gerade deshalb einen stärkern Bias verhindern kann, weil es sich mehr auf die grösseren und damit zuverlässigeren Zahlen abstützt. Wenn diese Überlegung stimmte, müsste die Linearisierung der Gewichtung zu einer grösseren Streuung der Ähnlichkeitswerte von Stichproben führen.

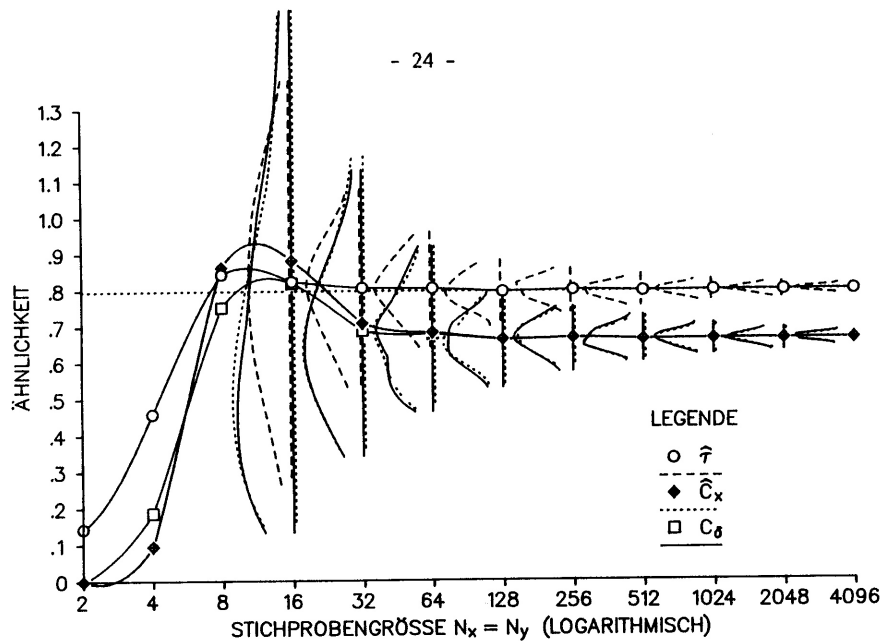


Abb. 5 - Streubereich biaskorrigierter Indizes. Trotz Korrektur der Gewichtung streuen $\hat{\tau}$ und \hat{C}_x nicht stärker als C_δ . - Biotopklassen: 40. Dichteverhältnisse: 10mal 1:2:3:4 (Art X) beziehungsweise 4:3:2:1 (Art Y). Anzahl Simulationen pro Stichprobengröße: 1000. Punktierter Gerade = wahres τ . Wahres C_δ und $C_x = 0.667$. Dichtekurven markieren den Streubereich vom 5. bis zum 95. Perzentil. Bei den Stichprobengrößen 2 bis 8 sind sie weggelassen, bei 16 oben abgeschnitten. Unberechenbare Werte: 95.3%, 67.3%, 15.6% beziehungsweise 0.1% für C_δ und 7.2%, 19.6%, 12.8% beziehungsweise 0.1% für \hat{C}_x bei den Stichprobengrößen 2, 4, 8 und 16.

Betrachtet man Abb. 5, scheint $\hat{\tau}$ jedoch umgekehrt eine kleinere Streuung als C_δ zu haben. Nun ist aber zu bedenken, dass diese beiden Indizes nicht das gleiche messen, was sich daran zeigt, dass sie mit grösser werdender Stichprobe gegen verschiedene Werte streben. Auch die Wertebereiche der beiden Indizes differieren: Schätzwerte von τ liegen im Intervall von 0 bis 2, während C_δ Werte bis ∞ zulässt.

In der Abbildung sind auch die Ergebnisse für \hat{C}_x enthalten. C_x beruht auf den gleichen Teilschätzungen wie τ , aber in einer Kombinationsweise wie bei C_δ . Ist die Summe der Häufigkeiten π_i und p_i für alle i gleich, was für Abb. 5 zutrifft, reduziert sich die Formel von C_x durch Wegkürzen der Terme $\pi_i \cdot p_i$ auf die Grundformel von C_δ . In diesem Fall ist also ein direkter Vergleich zwischen C_x und C_δ möglich. Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, decken sich die Streubereiche von \hat{C}_x und C_δ fast vollkommen. Die Analyse der Rohdaten ergibt für \hat{C}_x sogar etwas kleinere Streubereiche für Stichproben ab der Grösse 64. Dass es bei kleineren Stichproben nicht so ist, liegt wohl an den höheren Durchschnittswerten von \hat{C}_x , die auch eine grössere Streuung nach sich ziehen.

Dieser Befund darf aber nicht ohne weiteres auf Fälle mit ungleichen Summen $\pi_i \cdot p_i$ verallgemeinert werden. Ausserdem braucht die Streuqualität beim Übergang von \hat{C}_x zu $\hat{\tau}$ nicht erhalten zu bleiben. Immerhin gibt es kein Anzeichen dafür, dass das vergleichbare Toleranzintervall der Indizes mit korrigierter Gewichtung vergrössert worden sei. Ob aber ein Effekt der Linearisierung tatsächlich fehlt oder ob er durch entsprechend bessere Schätzformeln kompensiert wird, lässt sich nicht sagen.

Abhängigkeit von der mittleren Dichte pro Biotopklasse

Wie in dieser Arbeit wiederholt betont worden ist, sollten die Beiträge der einzelnen Biotopklassen an die gesamte Ähnlichkeit proportional zu den Individuenzahlen der einzelnen Biotopklassen gewichtet sein. Bestimmt man etwa von zwei Tierarten die Habitatähnlichkeit, die für die eine Hälfte der Tiere gross und für die andere klein ist, sollte die gesamte Ähnlichkeit konstant bleiben, auch wenn die Anzahl der Biotopklassen für eine Hälfte variiert.

In Abb. 6 ist die Veränderung verschiedener Indizes dargestellt, wenn die Dichteverhältnisse der beiden Arten zur einen Hälfte 1:1 und zur

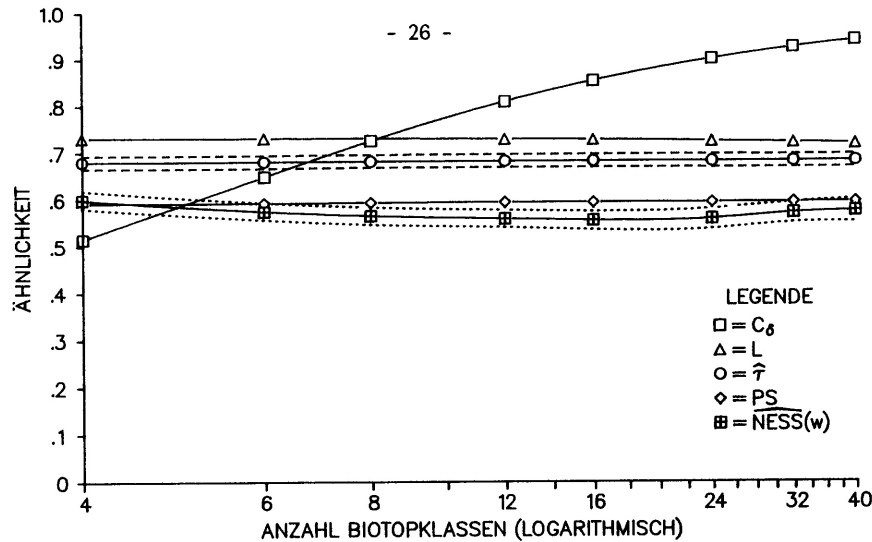


Abb. 6 - Abhängigkeit von der mittleren Dichte pro Biotopklasse. Die Arten X und Y seien in zwei Biotopklassen mit gleicher Dichte vertreten und in zwei bis 38 weiteren abwechselnd mit $X:Y = 1:9$ und $9:1$, und zwar mit einer Dichte, die aufsummiert der Dichte der zwei erstgenannten Biotopklassen entspricht. C_δ ist der einzige der fünf Indizes mit falscher Gewichtung. - Biotopklassen: 4 bis 40. Dichteverhältnisse: 1mal 1:1 (beide Arten), 1- bis 19mal 1:9 (Art X) beziehungsweise 9:1 (Art Y). Stichprobengrößen: $N_x = N_y = 4096$. Anzahl Simulationen pro Biotopklassenzahl: 1000. Unterbrochene Linien = Streubereiche vom 5. bis zum 95. Perzentil für $NESS(w)$ und \hat{r} .

ändern 1:9 und 9:1 sind. Der bekannte, eigentümliche Effekt der Nichtlinearität des MORISITA-Index hebt sich klar vom gewünschten, linearen Verhalten der übrigen untersuchten Indizes ab. Die Biotopklassen mit ungleicher Dichte der beiden Arten verlieren ihren Einfluss auf den Ähnlichkeitswert umso mehr, je zahlreicher sie sind, obwohl ihre Individuenzahl insgesamt unverändert bleibt.

Der leichte Abfall von PIELOU's L-Index dürfte auf den wachsenden Bias zurückzuführen sein, der durch die kleiner werdenden Anzahlen bei zunehmender Biotopklassenzahl bedingt ist. Dagegen zeigt die Abweichung von $NESS(w)$ von einer idealen, horizontalen Geraden, dass die Korrektur der Gewichtung bei diesem Index nur annähernd geglückt ist.

Abhängigkeit vom Sammelaufwand

Bisher wurde angenommen, dass methodische Umstände wie die Grösse der abgesuchten Fläche, die Dauer des Sammelns oder die Sammelintensität, die ich unter dem Begriff "Aufwand" zusammenfasse, bei der Entnahme der Stichproben in allen Biotopklassen gleich seien. Variiert der Aufwand, müssen die gefundenen Häufigkeiten auf einen einheitlichen Aufwand normiert werden. Dies kann erreicht werden, indem in den Ähnlichkeitsformeln Gewichte $w_i = 1/\text{Aufwand}_i$ eingesetzt werden.

In Abb. 7 ist die Auswirkung auf verschiedene Indizes gezeigt, wenn der Aufwand in der ersten von 40 Biotopklassen erhöht wird. Da das Dichteverhältnis der ersten Biotopklasse extremer ist als im Durchschnitt, nämlich 1:7, sinken die Ähnlichkeitswerte aller unkorrigierten Indizes zunächst. Bei noch stärkerer Betonung der ersten Biotopklasse nähern sie sich dem Wert 1, weil Verteilungen mit nur je einer Häufigkeit einander gleich sind. Bei den korrigierten Indizes, bei denen der Aufwand berücksichtigt wird, ist erst eine auffällige Abweichung vom wahren Wert feststellbar, wenn mehr als etwa 3/4 aller 1024 Tiere der ersten Biotopklasse zugeordnet werden. Auf die restlichen 39 Klassen entfallen dann so wenig Individuen, dass der Bias bemerkbar wird.

Die Testergebnisse geben somit keine Veranlassung dazu, am richtigen Einsatz der Gewichte w_i in den Formeln zu zweifeln.

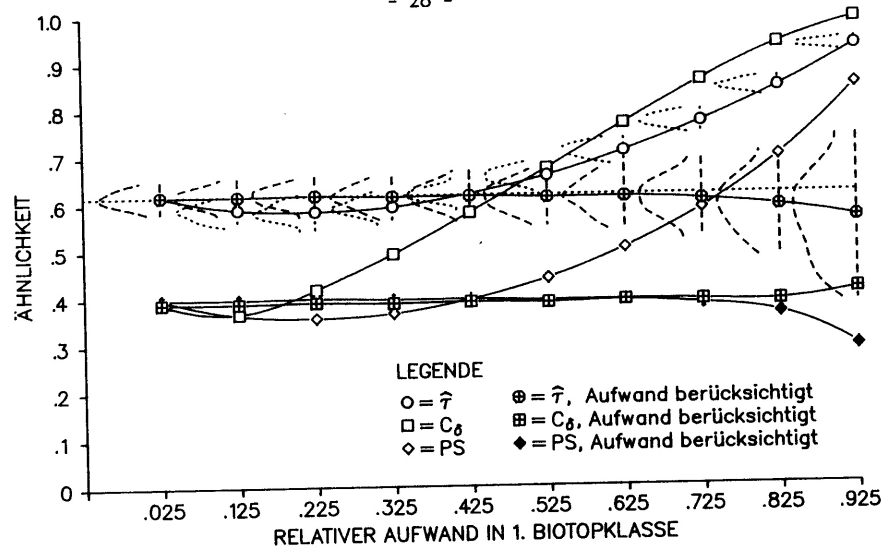


Abb. 7 - Einfluss eines abweichenden Aufwands einer Biotopklasse auf Index mit und ohne Korrektur. Auf der Abszisse ist der Aufwand für die erste Biotopklasse aufgetragen. Der restliche Aufwand sei gleichmässig auf die übrigen Biotopklassen verteilt. Der Fehler, der durch den ungleichen Aufwand entsteht, lässt sich bei allen drei Indizes korrigieren. - Biotopklassen: 40. Dichteverhältnisse: 10mal 1:2:3:4 (Art X) beziehungsweise 7:1:1:1 (Art Y). Stichprobengrößen: $N_x = N_y = 1024$. Anzahl Simulationen pro Aufwand: 1000. Punktierte Horizontale = wahres τ . Übrige unterbrochene Kurven = Streubereiche vom 5. bis zum 95. Perzentil für $\hat{\tau}$.

Vergleich von Chilopodenfaunen verschiedener Mikrobiotope

mittels des τ -Index

Der τ -Index wurde in einer Fallstudie zur Habitatanalyse von Chilopoden angewendet. In dieser Untersuchung sollte abgeklärt werden, welche Beziehungen zwischen Mikrobiotopen und lokaler Chilopodenfauna bestehen.

Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet wählte ich den unteren Teil des Sagentobels, einer einen Kilometer langen, bewaldeten Schlucht, die sich vom Zürichberg in nördlicher Richtung gegen Dübendorf öffnet. Der Graben durchschneidet Sandstein- und Mergelschichten der Oberen Süsswassermolasse aus dem Miozän und am Ausgang einen Rest von Moränenmaterial der jüngsten Eiszeit (HANTKE, 1967). Rezente Rutschungen von den 40 bis 50 Meter hohen, seitlichen Steilhängen haben ein reichhaltiges Gelände mit kleinen Hügeln, Rippen und Senken entstehen lassen. Etliche Stämme des mit einigen Nadelbäumen durchsetzten Laubmischwaldes, die von solchen Erdbewegungen und von Stürmen der letzten Jahre umgeworfen wurden, vermodern langsam unter der bemoosten, sich ablösenden Rinde.

So vielfältig wie das Gelände ist die Vegetation. Der Schluchtwaldkomplex ist grossflächig einem *Pulmonario-Fagetum* mit Übergängen zum *Gallo odorati-Fagetum* und subalpinen Einstrahlungen zuzuordnen. An den Hangfüssen und in Mulden dominiert das *Aceri-Fraxinetum*. Daneben sind zahlreiche weitere Einflüsse erkennbar (ELLENBERG & KLÖTZLI, 1972; KLÖTZLI, F., persönliche Mitteilung; KUHN, 1965). In der Krautschicht wirkt das Bingelkraut (*Mercurialis perennis* L.) fast in allen Lagen faziesbildend.

Methoden

SUMMERS & UETZ (1979) wiesen in einem amerikanischen Auenwald Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen boden- und rindenbewohnenden Chilopoden nach. Verschiedene Arbeiten mit Feuchtigkeitsorgeln zeigen, dass Chilopoden stenohydr sind (BAUER, 1955; JOLY, 1962), wobei die Feuchtigkeitspräferenda artspezifisch sein können (ROSSOLINO & RYBALOV, 1979). Die grössten faunistischen Unterschiede im Untersuchungsgebiet erwartete ich demnach zwischen Stämmen und Boden und zwischen verschiedenen Geländeformen, durch die die Bodenfeuchtigkeit beeinflusst werden könnte.

Also sammelte ich Chilopoden unter der Rinde abgestorbener Bäume und in zufälliger Reihenfolge (mittels Zufallszahlen) auf je vier zufällig ausgewählten Hängen, Kuppen, Senken, Uferpartien und Wildwechseln. Das Aneinandergrenzen zweier solcher Geländeobjekte des gleichen Typs vermied ich, um eine bessere Unabhängigkeit zwischen den Proben zu erlangen. Pro Geländeobjekt entnahm ich nacheinander sechs Laubstreuproben von je 1/4 Quadratmeter Fläche, hörte aber vorher auf, wenn die Proben zusammen mindestens etwa 20 verwertbare Tiere ergaben. Die topographische Anordnung der einzelnen Proben ist in Abb. 8 dargestellt.

Die Laubstreuproben entnahm ich zusammen mit der lockeren Erdschicht mit einer Schaufel und entfernte daraus die groben Partikel mittels eines Bodensiebs nach SCHIEMENZ (1970). Das Gesiebe streute ich auf einen hellen Untergrund und durchsuchte es von Hand nach Chilopoden. Für Rindenproben löste ich die lockere Rinde von toten Stämmen und fing fliehende Tiere mit Hilfe von Kunststoffolien auf.

Die Geophilomorpha schloss ich von der Auswertung aus, da sie im allgemeinen in tieferen Bodenschichten leben und mit meinen Methoden ungenügend erfasst wurden. Auch junge Tiere im Larvenstadium und solche mit unsicherer Artzugehörigkeit sind nicht berücksichtigt. Bei der Bestimmung

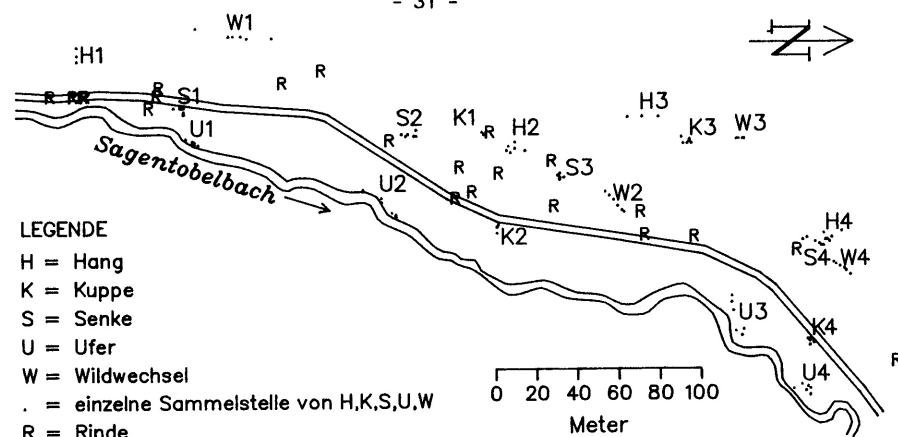


Abb. 8 - Lage der Sammelstellen. Man sieht die Strasse und den Bach, die durch das Untersuchungsgebiet führen. "R" zeigt die Lage von abgestorbenen Bäumen, unter deren Rinde gesammelt wurde. Die übrigen Buchstaben gehören zu den besammelten Geländeobjekten. Punkte stellen die zwei bis sechs, 1/4 Quadratmeter grossen Laubstreuproben pro Objekt dar.

der übrigen Chilopoden beziehe ich mich auf die Darstellungen von EASON (1964 und 1982). Die zweite Arbeit enthält eine Erstbeschreibung der Unterart, zu welcher meine Exemplare von *Lithobius pygmaeus* LATZEL zu zählen sind.

Vergleich der Artenzusammensetzung verschiedener Mikrobiotope

Tab. 4 gibt einen Überblick über die Herkunft der gesammelten Chilopoden und ihre Artzugehörigkeit. Bei 15 von 22 abgesuchten, abgestorbenen Bäumen hatte ich Chilopoden gefunden. Um den Vergleich mit den andern Mikrobiotopen zu erleichtern, habe ich diese Proben zu zufälligen, mindestens zehn Tiere umfassenden Gruppen, die in der Tabelle mit "Rinde 1" bis "Rinde 5" bezeichnet sind, zusammengefasst. Vier von 13 Arten, nämlich *Lithobius crassipes*, *L. forficatus*, *L. lusitanus valesiacus* und *L.*

Tab. 4 - Artzugehörigkeit der Chilopoden aus den gesammelten Mikrobiotopen

"Rinde 1" bis "Rinde 5" bezeichnen zufällige Zusammenfassungen von Proben einzelner Stämme. Die Proben der übrigen Mikrobiotope umfassten je 1/4 Quadratmeter Bodenfläche. Wildw. steht für Wildwechsel.

Mikro- biotop	Anzahl Proben	Art												Total
		<i>Lithobius macilentus</i> L. KOCH	<i>L. aëruinosus</i> L. KOCH	<i>Cryptops parisi</i> BROLEMANN	<i>L. mutabilis</i> L. KOCH	<i>L. piceus</i> L. KOCH	<i>L. dentatus</i> C.L. KOCH	<i>L. tricuspis</i> MEINERT	<i>L. pygmaeus</i> LATZEL	<i>L. tenebrosus</i> MEINERT	<i>L. forficatus</i> (L.)	<i>L. crassipes</i> L. KOCH	<i>Eupolybothrus tridentinus</i> (FANZAGO)) <i>L. lusitanus valesiacus</i> VERHOEFF	
Rinde 1	2	-	-	6	-	1	-	-	-	6	1	-	-	14
Rinde 2	5	-	-	3	-	3	-	-	-	3	3	-	-	13
Rinde 3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	2	13
Rinde 4	5	-	2	3	-	2	-	-	-	-	8	-	-	16
Rinde 5	2	-	-	1	-	4	-	-	-	5	-	-	-	10
Hang 1	3	6	7	5	-	1	2	8	3	-	-	-	-	32
Hang 2	6	2	1	2	3	7	1	1	-	-	-	-	-	17
Hang 3	3	4	14	9	-	1	3	12	5	-	-	-	2	50
Hang 4	6	5	-	3	-	3	1	1	-	-	-	-	1	14
Kuppe 1	2	10	5	3	1	2	2	2	-	-	-	-	-	25
Kuppe 2	3	15	3	6	4	2	2	-	-	-	-	-	-	32
Kuppe 3	6	8	-	5	5	4	-	-	1	-	-	-	1	29
Kuppe 4	6	7	3	-	2	-	3	4	11	-	-	-	-	30
Senke 1	6	2	-	-	6	-	3	-	1	-	-	-	-	12
Senke 2	6	8	2	-	6	-	2	3	3	-	-	-	-	24
Senke 3	5	11	2	1	4	3	4	1	-	-	-	-	-	26
Senke 4	6	1	-	1	1	8	1	-	-	-	-	-	-	12
Ufer 1	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Ufer 2	6	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Ufer 3	6	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ufer 4	6	3	4	1	6	1	-	-	-	-	-	-	-	15
Wildw. 1	6	2	6	5	2	-	-	2	1	-	-	-	-	18
Wildw. 2	6	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Wildw. 3	6	6	1	-	-	-	5	-	2	-	-	-	-	14
Wildw. 4	6	7	8	3	1	-	1	-	-	-	-	-	-	20
Total		102	58	58	44	43	34	34	27	16	13	9	5	445

tenebrosus hatte ich nur unter Rinde gefunden, fünf weitere Arten, *L. macilentus*, *L. dentatus*, *L. mutabilis*, *L. pygmaeus* und *L. tricusps* nur am Boden. Es gibt keine Art, deren Nachweis auf nur eine der Geländeformen Hang, Kuppe, Senke, Ufer, Wildwechsel beschränkt wäre. Somit scheinen abgestorbene Bäume eine Chilopodenfauna zu beherbergen, die sich von derjenigen der Laubstreu unterscheidet.

Um die Artenlisten der verschiedenen Mikrobiotope auch quantitativ vergleichen zu können, berechnete ich den τ -Index für alle möglichen Mikrobiotoppaare. Ausgenommen davon ist "Ufer 1", weil in dessen Proben Chilopoden fehlten. Die erhaltenen Werte sind in Tab. 5 wiedergegeben.

Tab. 5 - Ähnlichkeiten $\hat{\tau}$ zwischen Mikrobiotopen

Die Abkürzungen entsprechen den in Tab. 4 aufgelisteten Mikrobiotopen.

	S1	S2	S3	S4	U2	U3	U4	W1	W2	W3	W4	
R2	0.68	0.99	0.77	0.43	0.54	0.41	0.57	0.71	0.47	0.85	0.65	K4
R3	0.99	0.91	0.81	0.54	0.94	1.29	0.79	0.51	0.39	0.79	0.49	S1
R4	0.31	0.32	0.93	0.46	0.88	0.93	0.81	0.76	0.59	0.84	0.71	S2
R5	0.69	0.95	0.29	0.79	0.86	0.76	0.91	0.67	0.81	0.84	0.83	S3
H1	0.87	0.91	0.17	0.53	0.43	0.63	0.63	0.49	0.49	0.37	0.56	S4
H2	0.35	0.30	0.00	0.47	0.23	1.29	0.94	0.49	0.82	0.57	0.63	U2
H3	0.40	0.60	0.00	0.56	0.67	0.71	1.23	0.62	0.00	0.00	0.35	U3
H4	0.35	0.37	0.00	0.46	0.21	1.06	0.63	0.88	0.63	0.48	0.91	U4
K1	0.54	0.73	0.00	0.50	0.57	0.82	1.02	0.74	0.62	0.45	0.95	W1
K2	0.35	0.36	0.00	0.51	0.32	0.96	0.90	0.83	1.02	0.73	0.90	W2
K3	0.41	0.37	0.00	0.48	0.29	0.76	0.89	0.61	0.95	1.02	0.67	W3
K4	0.43	0.56	0.00	0.41	0.46	0.66	1.01	0.59	1.05	0.86	0.96	
S1	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.83	0.61	0.73	0.57	0.77	0.64	0.59
S2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47	0.66	0.38	0.46	0.51	0.63	0.84
S3	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.81	0.75	0.68	0.64	0.83	0.79	0.75
S4	0.22	0.28	0.00	0.38	0.33	0.72	0.98	0.56	0.94	1.03	1.02	0.98
U2	0.37	0.64	0.00	0.46	0.82	0.50	1.20	0.44	0.93	0.70	0.69	0.91
U3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.34	0.63	0.18	0.56	0.62	0.81	0.77
U4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.90	0.00	0.00	0.28	0.63	0.81	
W1	0.28	0.28	0.00	0.48	0.30	0.69	0.88	0.62	0.62	0.86	0.89	0.79
W2	0.41	0.31	0.00	0.49	0.19	0.95	0.79	0.95	0.67	0.88	0.76	0.67
W3	0.45	0.38	0.00	0.35	0.30	0.67	0.59	0.49	1.02	0.89	0.97	0.81
W4	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.69	0.47	0.54	0.63	0.73	0.71	0.70
	0.28	0.24	0.00	0.45	0.18	0.86	0.71	0.78	0.79	1.02	0.95	0.73
	R1	R2	R3	R4	R5	H1	H2	H3	H4	K1	K2	K3

Einige der Zahlen sind grösser als eins. Die Ähnlichkeit zwischen Hang 2 und Senke 4 beispielsweise beträgt 1.2, was bedeutet, dass diese Proben zufällig ähnlicher sind, als man erwartete, wenn die Faunen in beiden Mikrobiotopen gleich wären.

Um eine übersichtlichere Darstellung der faunistischen Beziehungen zwischen den Mikrobiotopen zu erhalten, stellte ich die Mikrobiotope mit dem Programm KYSTPLUS der Psychiatrischen Universitätsklinik Zürich in Abb. 9 so dar, dass die Abstände zwischen ihnen dem Rang nach möglichst genau die berechneten Ähnlichkeitswerte widerspiegeln. Das verwendete Verfahren ist in KRUSKAL & WISH (1978) beschrieben.

Die Rangkorrelationen (KENDALL's τ) zwischen den berechneten Ähnlichkeiten und den dargestellten Distanzen der einzelnen Mikrobiotope reichen von -0.54 bis -0.87. Die entsprechenden Wahrscheinlichkeiten, dass so hohe Korrelationen rein zufällig zustande kämen, sind 0.0017 und kleiner. Damit ist sichergestellt, dass kein Mikrobiotop zu Gunsten des Gesamtbildes falsch platziert worden ist.

Aus der Abbildung geht hervor, dass sich die Artenzusammensetzung zwischen Bodenproben der gleichen Klasse etwa gleich stark ändert wie zwischen verschiedenen Klassen, und dass nur die Rindenfauna durch ihren Mikrobiotop geprägt ist.

"Rinde 3" zeigt mit *L. tenebrosus* und *L. forficatus* Beziehungen zu den übrigen Rindenproben, wird aber wegen *L. crassipes* und *L. lusitanus valesiacus*, die in keiner andern Probe nachgewiesen sind, abseits an den unteren Bildrand verdrängt. Diese Probe stammt von einer abgestorbenen, stehengebliebenen Fichte (*Picea abies* (L.) KARSTEN) mit einem Stammdurchmesser von 45 cm, unter deren Rinde eine aussergewöhnlich dicke, lockere Schicht zum Vorschein kam, die an feuchten Torfmull erinnerte. Dieses Material könnte die Präsenz von *L. crassipes* erklären, den ich sonst von Mooren und aus Nadelstreu, also von rohhumusreichen Mikrobiotopen

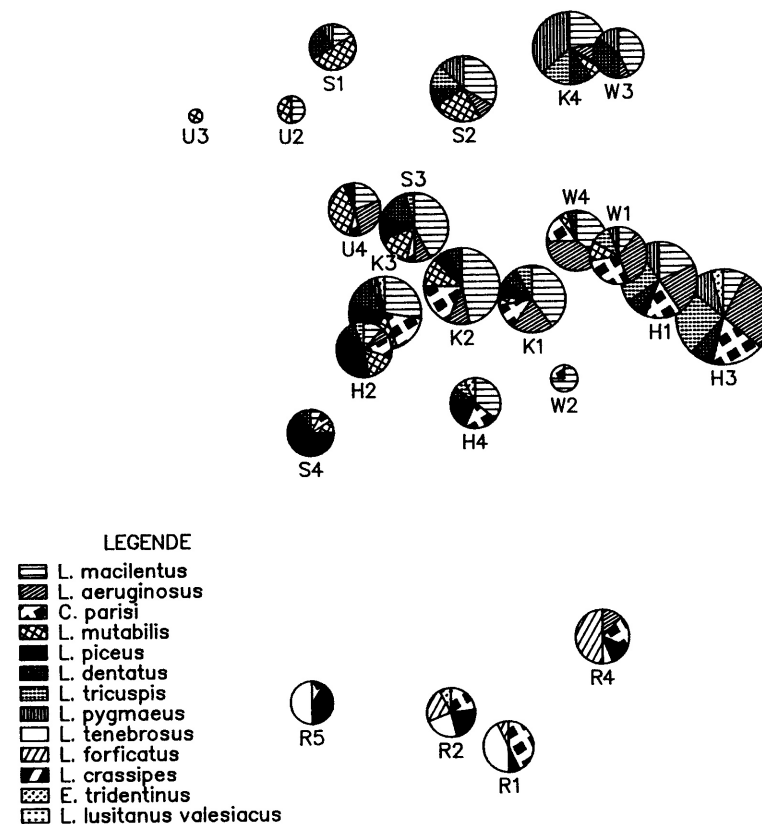


Abb. 9 - Faunistische Beziehungen zwischen Mikrobiotopen. Jede Kreisfläche symbolisiert die gefundenen Chilopoden eines Mikrobiotops; die Flächen verhalten sich zu den Individuenzahlen proportional. Je näher die Kreiszentren beieinander liegen, desto ähnlicher sind die entsprechenden Faunen. Die Arten sind in der Reihenfolge ihrer beobachteten Gesamthäufigkeiten dargestellt.



kenne. Zu *L. lusitanus valesiacus* gehören vermutlich noch weitere Tiere von Rindenproben, die ich jedoch nicht sicher identifizieren konnte.

Die Trennung von Boden- und Rindenfauna lässt sich statistisch rechtefertigen. Um herauszufinden, ob ein Zusammenhang zwischen Mikrobiotoptyp und Artenzusammensetzung bestehe, ermittelte ich die Wahrscheinlichkeit, mit der die Faunen von zufällig ausgewählten Mikrobiotopen einander mindestens so ähnlich sind wie die Faunen innerhalb der tatsächlichen Mikrobiotoptypen. Mikrobiotope mit weniger als fünf Tieren liess ich weg, da ihre berechneten Ähnlichkeitsbeziehungen möglicherweise infolge Bias verfälscht sind. Als Mass für die gemeinsame Ähnlichkeit mehrerer Faunen verwendete ich die mediane Ähnlichkeit ihrer möglichen Paare. Zufällige Gruppierungen liessen sich durch Permutierung der Mikrobiotopbezeichnungen generieren. Nach mehreren, zufälligen Permutationen konnte die gesuchte Wahrscheinlichkeit geschätzt werden. In Tab. 6 sind die errechneten Wahrscheinlichkeiten nach 1000 Simulationen zusammengestellt.

Die Simulationsergebnisse belegen einen Zusammenhang zwischen Mikrobiotoptyp und Fauna ($P = 0.005$). Dabei spielt der Status von "Rinde 3" keine Rolle. Werden die Rindenproben nicht beachtet, lassen sich die Gruppierungen der übrigen Mikrobiotope kaum mehr voneinander unterscheiden ($P = 0.338$). Die aus der Tabelle nicht ersichtliche Weglassung anderer Mikrobiotoptypen lässt den P-Wert nicht über 0.01 ansteigen. Die Chilopodenfauna des Untersuchungsgebiets zerfällt also in eine Rinden- und eine Bodenfauna. Eine feinere Unterteilung könnte ich mit meinen Daten nicht begründen.

Wohl unterscheiden sich auch die Faunen zwischen den Mikrobiotoptypen innerhalb der Bodenfauna (χ^2 -Test; $P < 0.001$). Unterschiede zwischen Faunen und sogar zwischen Proben des gleichen Mikrobiotops dürften aber, verursacht durch nicht erfasste und unbekannte Faktoren, in den meisten Fällen vorliegen, weshalb ihr Nachweis keine neue Einsicht bringt. Sinn-

Tab. 6 - Wahrscheinlichkeiten, dass durch zufälliges Zusammenfassen von Mikrobiotopen in sich so ähnliche Gruppen entstehen, wie beobachtet wurden.

		Mikrobiotoptyp					
		Rinde	Hang	Kuppe	Senke	Wildwechsel	alle Klassen
alle Klassen	Anzahl Mikrobiotope	5	4	4	4	3	
	Anzahl mögliche Paare	10	6	6	6	3	31
	Wahrscheinlichkeit	0.458	0.119	0.081	0.095	0.346	0.005
ohne Rinde 3	Anzahl Mikrobiotope	4	4	4	4	3	
	Anzahl mögliche Paare	6	6	6	6	3	27
	Wahrscheinlichkeit	0.026	0.155	0.080	0.129	0.402	0.005
ohne Rinde	Anzahl Mikrobiotope		4	4	4	3	
	Anzahl mögliche Paare		6	6	6	3	21
	Wahrscheinlichkeit		0.413	0.275	0.352	0.716	0.338

voller ist es, wie im eben gezeigten Fall nach sich wiederholenden Eigenschaften in der Fauna zu suchen.

Abhängigkeit der Chilopodendichte von der Geländeform

Im letzten Abschnitt konnte kein Nachweis erbracht werden, dass die Artenzusammensetzung der Chilopodenfauna durch Geländeformen mitbestimmt sei. Die dort angewandten Methoden vergleichen jedoch nur die Häufigkeitsverhältnisse der Arten, nicht die absoluten Anzahlen. Ich habe daher die Ähnlichkeiten der vier festgestellten Chilopodendichten pro Mikrobiotop Hang, Kuppe, Senke, Ufer und Wildwechsel mit der gleichen Methode wie vorher tausendmal mit Ähnlichkeiten innerhalb gleich grossen, simulierten Gruppierungen verglichen. Als Mass für die Unähnlichkeit der Mikrobiotope pro Gruppe verwendete ich diesmal den Median aller sechs absoluten Differenzen zwischen je zwei Rängen der beobachteten Chilopodendichten. Danach sind mit einer Wahrscheinlichkeit von 94.5% zufällig gruppierte Mikrobiotope einander weniger ähnlich als beobachtet, was auf einen Zusammenhang zwischen Mikrobiotop und Chilopodendichte hindeutet.

Die Chilopoden im Untersuchungsgebiet halten sich am wenigsten an Uferstellen auf. Die nächsthöheren Dichten fand ich auf Wildwechseln und in Senken. Am meisten Chilopoden enthielten Proben von Hängen und Kuppen. Da ich als Ursache für den Zusammenhang zwischen Geländeform und Chilopodendichte die Bodenfeuchtigkeit vermutete, bestimmte ich ein Jahr nach dem Sammeln der Chilopoden relative Feuchtigkeitswerte des Bodens an den Sammelstellen. Dazu liess ich pro Geländeobjekt zehn Wandtafelkreiden in mit einem Eisenstab vorbereiteten Löchern drei Stunden lang Bodenfeuchtigkeit aufsaugen. Das Gewicht der so behandelten Kreidestücke bezeichne ich als Frischgewicht. Mit $100 \times (\text{Frischgewicht} - \text{Trockengewicht}) / (\text{Nassgewicht} - \text{Trockengewicht})$ erhielt ich relative Werte für die Feuchtigkeit des Bodens. Sie sind in Abb. 10 mit der Chilopodendichte aufgetragen.

Die Rangkorrelation (KENDALL's τ) zwischen diesen beiden Variablen, die den Extremwerten allerdings zu wenig Rechnung trägt, ist -0.30 und entspricht wahrscheinlich einer tatsächlichen Beziehung ($P = 0.08$). Es

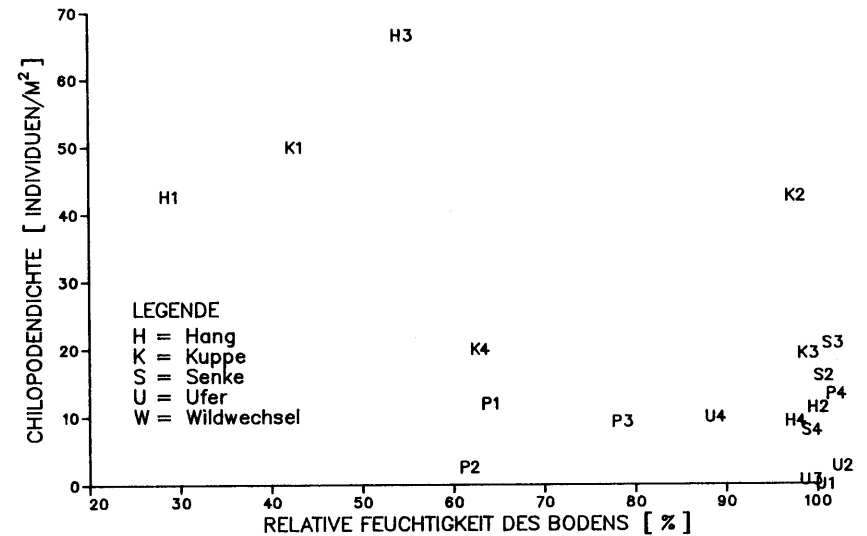


Abb. 10 - Abhängigkeit der Chilopodendichte von der Bodenfeuchtigkeit. Zwischen Feuchtigkeit und Dichte besteht eine Rangkorrelation (KENDALL's τ) von -0.30 ($P = 0.08$).

scheint, dass die Chilopoden an nassen Stellen selten sind. Vermutlich stellt Nässe im ohnehin schattigen, frischen Untersuchungsgebiet für die Chilopoden eine grössere Gefahr dar als Trockenheit.

Diskussion

Grundformel und Schätzformel

Angenommen, zwei Tierarten einer zu untersuchenden Population seien in mehreren Biotopklassen in für beide Arten genau gleichen Dichteverhältnissen vertreten. Ihre Habitatähnlichkeit, die es zu bestimmen gelte, wäre dann in Wahrheit 1. Sammelte man nun einige Tiere zwecks einer faunistischen Untersuchung stichprobenhaft, das heisst in mehreren, möglichst unabhängigen Proben, wäre es höchst unwahrscheinlich, obwohl möglich, dass beide Arten auch in den Proben in den genau gleichen Häufigkeitsverhältnissen aufträten. Vielmehr würde man erwarten, dass sich die beiden beobachteten Häufigkeitsverteilungen bis zu einem bestimmten Grad, der von der Gesamtindividuenzahl abhängt, unterscheiden. Ein für faunistische Untersuchungen geeigneter Ähnlichkeitsindex sollte, auf Stichproben angewendet, durchschnittlich den wahren Ähnlichkeitswert 1 liefern. Das setzt voraus, dass er im Einzelfall kleinere und grössere Werte als 1 annehmen kann. Aufgrund dieser Überlegungen gehören zu einem brauchbaren Ähnlichkeitsindex zwei Formeln, eine Grundformel mit einem Wertebereich von 0 bis 1 für theoretische Überlegungen, bei denen die Artendichten genau bekannt sind, und eine Schätzformel, deren Wertebereich über 1 hinaus geht, für Proben. Bei den meisten Indizes mit 1 als oberer Grenze dürfte es sich wie bei PS um Grundformeln handeln. Auch die von HORN vereinfachte Version des MORISITA-Index, in der die Terme der Form $n(n-1)$ durch n^2 ersetzt sind, muss als dessen Grundformel angesehen werden. Dass sie in Tests mit simulierten Stichproben schlecht abschneidet (LINTON et al., 1981; RICKLEFS & LAU, 1980; SMITH & ZARET, 1982; WOLDA, 1981), ist daher verständlich. Ein Index, der niemals grössere Werte als 1 erreicht, wird

sich in der Faunistik kaum bewähren. Die einzigen mir bekannten Indizes mit einer Schätzformel sind C_g und NESS sowie seit dieser Arbeit NESS(w), C_x und τ . Ausserdem wären Indizes, die nach dem Vorschlag von WOLDA (1981) relativ zu ihrem maximalen Erwartungswert ausgedrückt werden, hier zuzuzählen.

Die Umsetzung einer Grundformel in eine Schätzformel dürfte in den wenigsten Fällen einfach sein. Wenn p eine erwartungstreue Schätzung von π ist, gilt das schon nicht mehr für $1/p$ und $1/\pi$. Nur die exakten π - und p -Werte mit den Schätzungen p und q zu vertauschen, um eine gute Schätzformel zu erhalten (SMITH & ZARET, 1982; VAN BELLE & AHMAD, 1974), genügt daher nicht. Wie die Schätzformeln für die oben erwähnten Indizes zeigen, sind zur Verringerung des Bias kompliziertere Korrekturen notwendig, so dass die Transparenz der Formel verloren gehen kann. Plausibilitätstests und Untersuchungen zur biologischen Bedeutung von Indizes sollten deshalb an deren Grundformeln gemacht werden.

Eigenschaften eines guten Ähnlichkeitsindex

Eine Basis für eine exakte, induktive Herleitung dessen, was ökologische Ähnlichkeit bedeuten soll, fehlt. Es spielt daher keine Rolle, ob sich ein Ähnlichkeitsindex auf eine biologische Definition abstützen lässt oder nicht; in jedem Fall kommt es darauf an, wie weit Biologen seine mathematischen Eigenschaften mit ihrer Vorstellung von ökologischer Ähnlichkeit vereinbaren können.

Jedoch ist es wünschenswert, dass das, was ein bestimmter Ähnlichkeitsindex misst, biologisch klar ausgedrückt werden kann. So dürfte die Interpretation des neuen NESS(w) kaum möglich sein, obwohl sie für NESS selbst einfach ist (GRASSLE & SMITH, 1976). Auch die Bedeutung des L-Index von PIELOU (1972) ist unklar. Das gewichtete Mittel der Artendiversität, das sie als unstandardisiertes Mass für die Nischenähnlichkeit

bezeichnet, ergibt für zwei Klassen mit $x_i = 4, 4$ und $y_i = 1, 1$ den gleichen Wert wie für $x_i = 1, 4$ und $y_i = 4, 1$. Erst durch die Standardisierung mit dem Maximalwert erreicht L im ersten Fall einen grösseren Wert als im zweiten, bleibt aber auch dann noch unter 1.

HURLBERT (1978) schlägt als Definition von Nischenähnlichkeit den Grad vor, in dem interspezifisches Zusammentreffen zweier Arten grösser oder kleiner sei, als wenn jede Art die Ressourcenklassen im Verhältnis ihrer Häufigkeiten benutzte. Daraus leitet er einen neuen Index ab, der sich auf $n \sum_i (p_i q_i)$ mit n = Klassenzahl reduziere, wenn die Ressourcen aller Klassen gleich häufig seien. In seinem Beispiel mit fünf gleich häufigen Ressourcen lauten die Abundanzen für zwei Arten $x_i = y_i = 5, 6, 5, 5, 4$ (Fall VI) und $x_i = y_i = 20, 1, 2, 1, 1$ (Fall VII), woraus er die Nischenähnlichkeiten 1.016 und 3.256 berechnet. Die unterschiedlichen Werte verteidigt HURLBERT mit der Begründung, dass X und Y jedes des andern Ressourcen im Fall VII eher verbrauchten als im Fall VI. Auch wenn diese Behauptung stimmte, wäre es unmöglich, auf die Grösse des Ähnlichkeitsunterschiedes zwischen den beiden Fällen zu schliessen, da die absolute Grösse der Ressourcen in der Formel nicht berücksichtigt wird. Sind nämlich alle Ressourcen knapp, müsste die Differenz gross sein, bei reichlicher vorhandenen hingegen klein. Von Nischenähnlichkeit kann nicht auf die Grösse der Konkurrenz und nicht einmal auf Konkurrenz überhaupt geschlossen werden (ABRAMS, 1980; ALLEY, 1982; COLWELL & FUTUYMA, 1971; SALE, 1974; SLOBODCHIKOFF & SCHULZ, 1980). Deshalb ist es besser, die Konkurrenz gar nicht zu berücksichtigen, als einen Index anzustreben, der angibt, in welchem von zwei Fällen die Konkurrenz grösser ist. Obwohl es vorteilhaft wäre, wenn ein Ähnlichkeitsindex Konkurrenz messen könnte, ist es aussichtslos, ihn mit einer entsprechenden Korrektur zu versehen, solange nur die Information über deren Vorzeichen vorliegt, weil dann nicht voraussagbar ist, ob der Fehler mit oder ohne Korrektur grösser ist.

Eine weitere nachteilige Eigenart, die HURLBERT's Index von gebräuchlicheren unterscheidet, ist die Abhängigkeit von der Anzahl Ressourcenklassen. Der Index wird grösser, wenn Klassen, in denen beide Arten fehlen, dazugerechnet werden. Da es ausser der Präsenz einer Art kein objektives Kriterium gibt, bis zu welcher Qualität Ressourcenklassen noch berücksichtigt werden sollten, ist ein solcher Index in unnötigem Mass der Willkür des Biologen ausgesetzt.

Die meisten Autoren sind der Ansicht, dass Ähnlichkeitsindizes von der Unterteilung von Ressourcenklassen, die von den Arten nicht unterschieden werden, unabhängig sein sollten (ABRAMS, 1980; FEINSINGER et al., 1981; GRASSLE & SMITH, 1976; PETRAITIS, 1979; SMITH, 1982; WOLDA, 1981). Dies ist die Beziehung, die ich im Abschnitt "Abhängigkeit von der mittleren Dichte pro Biotopklasse" mit Abb. 6 geprüft habe. Im allgemeinen kann eine Ressourcenklasse nur dann unterteilt werden, ohne die Gesamtähnlichkeit zu beeinflussen, wenn die Summanden der Summen, welche sich über die Ressourcenklassen erstrecken, linear sind. Dies ist bei PS, τ und dem von SMITH (1982) vorgeschlagenen MATUSITA-Index $FT = \sum_i (\pi_i p_i)^{1/2}$ der Fall, denn ihre Summanden $\min(\pi_i, p_i)$, $2 \pi_i p_i / (\pi_i + p_i)$ beziehungsweise $2 \pi_i^2$ - oder $2 p_i^2 / (\pi_i + p_i)^{1/2}$ sind von linearer Ordnung. Indizes mit Summanden höherer Ordnung ergeben nach einer Aufspaltung in k Unterklassen addiert kaum mehr gleich viel, zum Beispiel $\pi p \neq k(\pi p / k^2)$, und erfüllen daher die gestellte Forderung nicht. Zu ihnen gehören neben anderen der MORISITA-Index, NESS, der asymmetrische Index $\sum_i \pi_i p_i / \sum_j \pi_j^2$ von LEVINS (1968) und der davon abgeleitete symmetrische Index $\sum_i \pi_i p_i / (\sum_j \pi_j^2 \sum_k p_k^2)^{1/2}$ (PIANKA, 1973). Auch die Glieder von NESS(w) sind nur genau linear, wenn π_i und p_i gleich gross sind.

Ähnlichkeitsindizes wie FT, PS oder $\hat{\tau}$, deren Grundformeln sich ausserdem als eine einzige Summe schreiben lassen, haben den Vorteil, dass sie in Beiträge einzelner Klassen und deren Aufspaltungen zerlegt werden

können. Lauten die Abundanzen in den vier Biotopklassen A_1 , A_2 , B_1 und B_2 für Art X beispielsweise 16, 2, 5, 1 und für Art Y 1, 8, 3, 20, so führt die Vereinigung der Klassen A_1 und A_2 zu einer Erhöhung der Ähnlichkeit um 0.167 für PS beziehungsweise 0.218 für $\hat{\tau}$, unabhängig davon, ob B als eine oder zwei Klassen betrachtet wird. Bei NESS, NESS(w) und dem MORISITA-Index C_g , bei denen sich keine Teilähnlichkeiten definieren lassen, ist der Ähnlichkeitsgewinn beim Zusammenschluss einer Klasse von der Aufspaltung der übrigen Klassen abhängig.

Ähnlichkeitsindizes werden üblicherweise so formuliert, dass sie für zwei sich deckende Häufigkeitsverteilungen den Wert 1 ergeben und für disjunkte Verteilungen 0. Als Kriterien für Zwischenwerte schlägt WOLDA (1981) vor, dass sich die Ähnlichkeit der Verteilungen zweier Arten zur Anzahl Ressourcen mit beiden Arten, c , linear verhalten soll, wenn jede Art mit je einem Individuum in 100 Ressourcenklassen vertreten sei. Ich bin jedoch der Meinung, dass diese Zahlen als Dichteverhältnisse anzusehen seien und der Test mit den Grundformeln ausgeführt werden sollte, da Stichproben kaum so regelmässige Verteilungen ergeben würden. Eine biologische Begründung für den Test fehlt. Dass der Test sinnvoll ist, wird dadurch unterstrichen, dass ihn die meisten gebräuchlichen Indizes bestehen, insbesondere auch PS und C_g . Auch der τ -Index gehört dazu, denn $\tau = 2 \sum_i \pi_i p_i / (\pi_i + p_i) = 2c \times 0.01^2 / 0.02 = 0.01c$. C_x führt zum gleichen Ergebnis. Dagegen verhielte sich zum Beispiel τ in quadrierter Form benutzt zu c quadratisch.

Für ABRAMS (1980) ist wichtig, dass ein Ähnlichkeitsindex einfach berechnet werden könne. Das mag für Überschlagsrechnungen Bedeutung haben, für sorgfältige Berechnungen ist die Forderung aber seit der weiten Verbreitung von Rechenmaschinen unbegründet.

Zusammenfassung

Um einen geeigneten Ähnlichkeitsindex für faunistische Häufigkeitsverteilungen zu finden, habe ich den PS-Index (percentage similarity), den L-Index von PIELOU (1972), den Index C_g von MORISITA (1959), den NESS-Index von GRASSLE & SMITH (1976), eine neue Variante davon, einige neue, vom MORISITA-Index abgeleitete Ähnlichkeitsindizes sowie eine von WOLDA (1981) vorgeschlagene Relativierungsmethode anhand simulierter Stichproben getestet.

WOLDA's Vorschlag, Indizes relativ zu ihrem maximalen Erwartungswert auszudrücken, erweist sich als ungenau und zu wenig wirksam. PS und L sind in hohem Masse von der Stichprobengrösse abhängig; L ist ausserdem nicht als Ähnlichkeit interpretierbar. C_g und NESS hängen von der Unterteilung von Ressourcenklassen, die von den Arten nicht unterschieden werden, ab; der NESS-Index ist zudem über seinen Parameter manipulierbar. Die neue Variante NESS(w) kann nicht interpretiert werden.

Die Lösung liegt im neuen Ähnlichkeitsindex $\hat{\tau}$. Dieser vereint biologisch richtige Gewichtung der Ressourcenklassen mit hoher Erwartungstreue, wie sie beim MORISITA-Index bekannt ist. Das theoretische Maximum von $\hat{\tau}$ ist 2, das von C_g , \widehat{NESS} und $\widehat{NESS}(w)$ ∞ . Im Gegensatz zu diesen ist $\hat{\tau}$ immer berechenbar und kann in einzelne Komponenten der Gesamtähnlichkeit zerlegt werden. Der τ -Index ist biologisch eindeutig interpretierbar. Die Vorschrift zu seiner Berechnung, nach der auch Gewichte der Ressourcenklassen berücksichtigt werden können, ist im Anhang gegeben.

Ein Vergleich verschiedener Mikrobiotope, bei dem der τ -Index angewendet wird, ergibt Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen

Chilopoden der Laubstreu und solchen, die abgestorbene Baumstämme bewohnen. Darüberhinaus besteht ein Zusammenhang zwischen Chilopodendichte und Geländeform, was vermutlich mit der Bodenfeuchtigkeit zusammenhängt, indem die Chilopoden zeitweise vernässende Stellen meiden.

Anhang

BASIC-PROGRAMM ZUR BERECHNUNG DES τ -INDEX

```
10 REM BERECHNE AEHNLICKEITSINDEX TAU FUER ZWEI DISKRETE
20 REM HAEUFIGKEITSVERTEILUNGEN MIT I KLASSEN
30 REM =====
40 REM I = KLASSE
50 REM K = BIASKORREKTUR FUER T1
60 REM N = KLASSENZAHL
70 REM P(I) = RELATIVE WERTE DER ERSTEN VERTEILUNG
80 REM Q(I) = RELATIVE WERTE DER ZWEITEN VERTEILUNG
90 REM T = AEHNLICKEIT FUER GESCHAETZTE VERTEILUNGEN
100 REM T0 = AEHNLICKEIT FUER EXAKTE VERTEILUNGEN
110 REM T1 = ERSTE SCHAETZUNG FUER T
120 REM T2 = ZWEITE SCHAETZUNG FUER T
130 REM W(I) = GEWICHTE FUER KLASSEN; W(I) MUSS > 0 SEIN;
140 REM WENN KEINE GEWICHTE GEWUENSCHT WERDEN,
150 REM MUESSEN ALLE W(I) GLEICH GROSS SEIN (Z.B. 1)
160 REM X(I) = ABSOLUTE WERTE DER ERSTEN VERTEILUNG
170 REM Y(I) = ABSOLUTE WERTE DER ZWEITEN VERTEILUNG
180 REM
190 REM BEREITE PLATZ FUER 99 KLASSEN VOR
200 REM =====
210 DIM X(99),Y(99),P(99),Q(99),W(99)
220 REM
230 REM LIES N, X(1 BIS N), Y(1 BIS N), W(1 BIS N)
240 REM =====
250 PRINT 'KLASSENZAHL ? (<100)'
260 INPUT N
270 IF N >= 100 GOTO 250
280 FOR I=1 TO N
290 PRINT 'X, Y, W FUER KLASSE',I,'?'
300 INPUT X(I),Y(I),W(I)
310 IF W(I)>0 GOTO 340
320 PRINT 'W(I) MUSS > 0 SEIN'
330 GOTO 290
340 NEXT I
350 REM
360 REM BILDE GEWICHTETE SUMMEN VON X UND Y
370 REM =====
380 S1=0
390 S2=0
400 S3=0
410 S4=0
420 FOR I=1 TO N
430 S1=S1+X(I)*W(I)
440 S2=S2+Y(I)*W(I)
450 S3=S3+X(I)*W(I)*W(I)
460 S4=S4+Y(I)*W(I)*W(I)
470 NEXT I
```

```

480 REM
490 REM  BERECHNE GEWICHTETE, RELATIVE WERTE VON X UND Y
500 REM  -----
510 FOR I=1 TO N
520   P(I)=X(I)*W(I)/S1
530   Q(I)=Y(I)*W(I)/S2
540 NEXT I
550 REM
560 REM  BERECHNE T0 FUER EXAKTE X- UND Y-WERTE
570 REM  -----
580 T0=0
590 FOR I=1 TO N
600   IF P(I)*Q(I)=0 GOTO 620
610   T0=T0+2*P(I)*Q(I)/(P(I)+Q(I))
620 NEXT I
630 REM
640 REM  BERECHNE BIASKORREKTUR FUER T1
650 REM  -----
660 K=(S1+S2)/(2*S1*S2)
670 REM
680 REM  BERECHNE T1 = 1. SCHAETZUNG VON T
690 REM  -----
700 T1=0
710 FOR I=1 TO N
720   IF P(I)*Q(I)=0 GOTO 740
730   T1=T1+2*P(I)*Q(I)/(P(I)+Q(I)-K*W(I))
740 NEXT I
750 REM
760 REM  BERECHNE T2 = ZWEITE SCHAETZUNG VON T
770 REM  -----
780 S5=0
790 S6=0
800 FOR I=1 TO N
810   IF X(I)≤1 GOTO 830
820   S5=S5+1/(1/P(I)+Y(I)*(S1*S1-S3)/(W(I)*X(I)*(X(I)-1)*S2))
830   IF Y(I)≤1 GOTO 850
840   S6=S6+1/(1/Q(I)+X(I)*(S2*S2-S4)/(W(I)*Y(I)*(Y(I)-1)*S1))
850 NEXT I
860 T2=2-S5-S6
870 REM
880 REM  BERECHNE T AUS T1 UND T2
890 REM  -----
900 T=0
910 IF T1=0 GOTO 930
920 T=2*T1/(2-T2+T1)
930 REM
940 REM  DRUCKE AEHNLICHKEITEN T0 UND T1
950 REM  -----
960 PRINT 'VERTEILUNGEN EXAKT:',T0
970 PRINT 'VERTEILUNGEN GESCHAETZT:',T
980 STOP

```

Beispiel:

x_i	8	0	10	31	0	1
y_i	4	0	2	7	14	9
w_i	5	20	3	8	19	12

T0 = 0.361563

T = 0.381438

Literatur

- ABRAMS, P. (1980): *Some comments on measuring niche overlap*. - Ecology, **61**: 44-49.
- ALLEY, T.R. (1982): *Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche*. - Acta Biotheoretica, **31**: 165-179.
- ATKINSON, W.D. (1985): *Coexistence of Australian rainforest diptera breeding in fallen fruit*. - J. anim. ecol., **54**: 507-518.
- BAUER, K. (1955): *Sinnesökologische Untersuchungen an Lithobius forficatus*. - Zool. Jb. (Phys.), **65**: 267-300.
- COLWELL, R.K. & D.J. FUTUYMA (1971): *On the measurement of niche breadth and overlap*. - Ecology, **52**: 567-576.
- EASON, E.H. (1964): *Centipedes of the British Isles*. - WARNE, London, New York, pp. 294.
- EASON, E.H. (1982): *A review of the north-west European species of Lithobiomorpha with a revised key to their identification*. - Zool. J. Linn. Soc., **74**: 9-33.
- ELLENBERG, H. & F. KLÖTZLI (1972): *Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz*. - Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers'wes., **48**: 587-930.
- FEINSINGER, P., E.E. SPEARS & R.W. POOLE (1981): *A simple measure of niche breadth*. - Ecology, **62**: 27-32.
- GLADFELTER, W.B. & W.S. JOHNSON (1983): *Feeding niche separation in a guild of tropical reef fishes (Holocentridae)*. - Ecology, **64**: 552-563.
- GRASSLE, J.F. & W. SMITH (1976): *A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities*. - Oecologia (Berl.), **25**: 13-22.

HANTKE, R. (1967): *Geologische Karte des Kantons Zürich und seiner Nachbargebiete*. - 2 Karten 1:50'000, Vierteljahressch. Naturforsch. Ges. Zürich, 112: 91-122.

HURLBERT, S.H. (1978): *The measurement of niche overlap and some relatives*. - Ecology, 59: 67-77.

JOLY, R. (1962): *Etude expérimentale de la résistance à la desiccation de Lithobius forficatus L. (Myriapode Chilopode) en fonction du degré d'humidité relative et de la température*. - Bull. Soc. zool. Fr., 87: 155-163.

KRUSKAL, J.B. & M. WISH (1978): *Multidimensional scaling*. - Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-011. Beverly Hills and London: Sage Publications, pp. 96.

KUHN, N. (1965): *Die potentielle natürliche Umgebung von Zürich*. - Karte 1:25'000, Geobot. Inst. ETH Zürich.

LEVINS, R. (1968): *Evolution in changing environments*. - Princeton, New Jersey, pp. 120.

LINTON, L.R., R.W. DAVIES & F.J. WRONA (1981): *Resource utilization indices: An assessment*. - J. Anim. Ecol., 50: 283-292.

MORISITA, M. (1959): *Measuring of interspecific association and similarity between communities*. - Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.), 3: 65-80.

PETRAITIS, P.S. (1979): *Likelihood measures of niche breadth and overlap*. - Ecology, 60: 703-710.

PIANKA, E.R. (1973): *The structure of lizard communities*. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 53-74.

PIELOU, E.C. (1972): *Niche width and niche overlap: a method for measuring them*. - Ecology, 53: 687-692.

RICKLEFS, R.E. & M. LAU (1980): *Bias and dispersion of overlap indices: Results of some Monte Carlo simulations*. - Ecology, 61: 1019-1024.

ROSSOLINO, T.E. & L.B. RYBALOV (1979): *Thermo- and hygropreference of some soil invertebrates with respect to their biotopical distribution*. - Zool. Zu., 58: 1802-1810.

SALE, P.F. (1974): *Overlap in resource use, and interspecific competition*. - Oecologia (Berl.), 17: 245-256.

SCHIEMENZ, H. (1970): *Allgemeines zur entomologischen Arbeit*. - p. IX-XVIII in E. STRESEMANN, (ed.): *Exkursionsfauna von Deutschland*, Bd. II/1, 3. Auflage, Volk und Wissen, Berlin.

SCHOENER, T.W. (1970): *Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats*. - Ecology, 51: 408-418.

SLOBODCHIKOFF, C.N. & W.C. SCHULZ (1980): *Measures of niche overlap*. - Ecology, 61: 1051-1055.

SMITH, E.P. (1982): *Niche breadth, resource availability, and inference*. - Ecology, 63: 1675-1681.

- & T.M. ZARET (1982): *Bias in estimating niche overlap*. - Ecology, 63: 1248-1253.

SMITH, W., D. KRAVITZ & J.F. GRASSLE (1979): *Confidence intervals for similarity measures using the two sample jackknife*. - pp. 253-262 in L. ORLOCI, C.R. RAO & W.M. STITELER, (eds.): *Multivariate methods in ecological work*, International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.

SUMMERS, G. & G.W. UETZ (1979): *Microhabitats of woodland centipedes in a streamside forest*. - Am. Mid. Nat. 102: 346-352.

VAN BELLE, G. & I. AHMAD (1974): *Measuring affinity of distributions*. - pp. 651-668 in F. PROSCHAN & R.J. SERFLING, (eds.): *Reliability and biometry*, SIAM Publications, Philadelphia, Pennsylvania, USA.

WOLDA, H. (1981): *Similarity indices, sample size and diversity*. - Oecologia (Berl.), 50: 296-302.

- (1983): *Diversity, diversity indices and tropical cockroaches*. - Oecologia (Berl.), 58: 290-298.

Curriculum vitae von Ernst SCHATZMANN

- 1951 Geburt am 7. Januar in Gränichen, AG
Bürger von Hausen b. Brugg
- 1967-1971 Kantonsschule Aarau
Abschluss mit Matura Typus A
- 1971 Beginn des Zoologiestudiums an der Universität Zürich
- 1974 Semesterarbeit über numerische Taxonomie an Chilopoden
Leitung: Dr. H. JÜNGEN
Die Arbeit wurde mit einer Semesterprämie ausgezeichnet
- 1975-1976 Diplomarbeit über natürliche Entwicklungssubstrate von Drosophila
Leitung: Dr. G. BÄCHLI
- 1977 Diplom in Zoologie
- 1977-1978 Biologielehrer an der Bezirksschule in Aarau
- 1978 Beginn der Promotionsarbeit
Leitung: Dr. H. JÜNGEN
- 1978-1981 Schichtleiter in der Galvanikabteilung der Firma Philips
- 1981-1984 Assistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich
- ab 1985 Statistiker in der Schweizerischen Arbeitsgruppe für Klinische Krebsforschung in Bern

Bei folgenden Dozenten habe ich Vorlesungen oder Kurse besucht:

E. BATSCHELET, G. BÄCHLI, W. BERCHTOLD, J. BIEGERT, H.J. BOSSHARD, H. BURLA, P.S. CHEN, C. CLAUDE, C.D.K. COOK, P. ENDRESS, Ch. EUGSTER, R. FURRER, Th. GASSER, D. GLASER, H.G. GOLDSCHIEDER, M. GREÜTER, E. HADORN, H. HEDIGER, H. HEUSSER, H. JÜNGEN, A. KRÄMER, E. KUHN-SCHNYDER, S. KUBIK, H. KUMMER, F. KURT, E. LANDOLT, W. LEUTHOLD, Ilse de MENDOZA-HEUER B. NIEVERGELT, R. NÖTHIGER, H. OSWALD, Doris RAST, F. RICHARD, O. ROHWEDER, W. SAUTER, W. SCHEFFRAHN, J. SCHLITTLER, H. SCHMID, W. SCHMID, W. STAHEL, B. STÜSSI, P. TARDENT, E. THOMAS, H. TOBLER, H. WANNER, R. WEHNER, H. WILDERMUTH, O. WOODTLI, P. YODZIS, V. ZISWILER.